Pr 260 C2 (2e ex)

ISBN 2-85653-131-C-8

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série B, Botanique,
TOME 29

Monique KEDDAM-MALPLANCHE

LE POLLEN ET LES STOMATES DES GARDÉNIÉES (RUBIACÉES) DU GABON MORPHOLOGIE ET TENDANCES ÉVOLUTIVES

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)
—
1985

Source : MNHN, Paris

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie) ; B (Botanique) ; C (Sciences de la Terre) ; D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

© *Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle*, 1985

Source : MNHN, Paris

P-260C

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série B, Botanique, Tome 29

LE POLLEN ET LES STOMATES DES GARDÉNIÉES (RUBIACÉES) DU GABON MORPHOLOGIE ET TENDANCES ÉVOLUTIVES

par

Monique KEDDAM-MALPLANCHE *

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 7

1. HISTORIQUE 11
1.1. Le pollen 11
Principaux travaux sur les Rubiacées 11
Principaux travaux sur les Gardéniées s.l. 11
1.2. Les stomates 11

2. MÉTHODOLOGIE 15
2.1. Le pollen 15
• Microscopie Photonique 15
Méthode de WODEHOUSE 15
Méthode d'ERDTMAN 15
• Microscopie électronique à balayage 15
Surface externe 15
Surface de rupture et surface interne 15
• Microscopie électronique par transmission 16
2.2. Les stomates 16

3. TERMINOLOGIE 17
3.1. Le pollen 17
Symétrie 17
Formes 17
Sporoderme 17
Apertures 18
États de dissémination 19
Terminologie particulière aux grains composés 19
3.2. Les stomates 20

* Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

4. MORPHOLOGIE DU POLLEN ET DES STOMATES — TENDANCES ÉVOLUTIVES — ... 23
4.1. Le pollen ... 23
4.1.1. Matériel étudié ... 23
4.1.2. Observations ... 23
4.1.3. Tendances évolutives ... 26
4.2. Les stomates ... 34
4.2.1. Matériel étudié ... 34
4.2.2. Observations ... 34
4.2.3. Tendances évolutives ... 36

5. ÉVALUATION DU NIVEAU ÉVOLUTIF DES TAXONS ÉTUDIÉS ... 41
5.1. Les niveaux évolutifs des espèces a l'intérieur des genres ... 41
5.1.1. Calochone Keay ... 41
5.1.2. Gardenia Ellis ... 41
5.1.3. Oxyanthus DC. ... 42
5.1.4. Porterandia Ridley ... 43
5.1.5. Rothmannia Thunb. ... 44
5.2. Les niveaux évolutifs des genres les uns par rapport aux autres ... 44
5.2.1. Breviaxes ... 44
5.2.2. Longiaxes ... 45
5.2.3. Tetrades ... 46
5.2.4. Massule ... 47

6. ESSAIS D'ANALYSES NUMÉRIQUES : LE GENRE ROTHMANNIA Thunb. ... 49
6.1. Rappel des données taxinomiques ... 49
6.1.1. Caractères macromorphologiques ... 49
6.1.2. Caractères palynologiques ... 54
6.1.3. Remarques sur les relations entre les données macromorphologiques et palynologiques ... 55
6.2. Traitement numérique des données : analyse phénétique ... 55
6.2.1. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères macromorphologiques. 56
• Matrice des données macromorphologiques ... 56
• Triangle d'ombrage différentiel ... 58
• Résultats taxinomiques ... 59
• Phénogramme ... 61
• Remarque sur les 2 modes de visualisation utilisés ... 62
6.2.2. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères palynologiques ... 62
• Matrice des données palynologiques ... 62
• Triangle d'ombrage différentiel ... 65
• Résultats taxinomiques ... 66
6.2.3. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères macromorphologiques et palynologiques regroupés ... 68
• Matrice des données regroupées ... 68
• Triangle d'ombrage différentiel ... 68
• Résultats taxinomiques ... 69
6.2.4. Recherche de corrélations entre caractères ... 72
6.3. Traitement numérique des données : analyse cladistique ... 73
6.3.1. L'arbre de Wagner (1961) selon Farris (1970) ... 73
• Construction de l'arbre de Wagner pour nos données ... 74
• Analyse des résultats — Comparaison avec l'analyse phénétique ... 75

Source : MNHN, Paris

6.3.2. La compatibilité des caractères selon Meacham (1981)..... 78
• Application à nos données..... 81
6.3.3. Remarques sur ces méthodes..... 86

7 RELATIONS ENTRE RUBIACÉES ET FAMILLES VOISINES..... 89

7.1. D'après les caractères palynologiques..... 89
7.2. D'après les caractères phytodermologiques..... 95

RÉSUMÉ ET CONCLUSION..... 99

BIBLIOGRAPHIE..... 103

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES..... 111

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

In an attempt to establish evolutive trends a detailed analysis of pollen and stomata was performed for 40 species of *Gardenieae* from Gabon (12 genera). Correlations between these data incorporating a few additional macromorphologic features allowed to elaborate some hypotheses concerning the evolutive levels of the taxons investigated. Phenetic and cladistic analysis using numerical techniques were applied to the study of *Roth mannia*.

From our observations the tribe appears as highly heterogeneous and can be hardly delimitated. These findings support the literature view of a primitive tribe in the *Rubiaceae*.

Finally, affinities among the *Rubiaceae* and the relative families were investigated.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

La famille des Rubiacées est une des plus grande et des plus reconnaissable parmi les Angiospermes, cependant la division en sous-familles, tribus, etc... est encore sujette à de nombreuses variations.

La plus ancienne subdivision des Rubiacées est celle de De Jussieu (1789). Depuis, bien des classifications ont été élaborées, nous ne citerons que les deux plus récentes : Bremekamp (1954, 1957, 1966) et Verdcourt (1958). Pour Bremekamp (1966), la famille des Rubiacées comprend 8 sous-familles et 41 tribus :

— *Cinchonoideae* (7 tribus : *Cinchoneae, Naucleeae, Condamineae, Rondeletieae, Sipaneae, Maesaendeae* et *Sabiceeae*).
— *Urophylloideae* (4 tribus : *Urophylleae, Pauridiantheae, Simireae, Ophiorrhizeae*).
— *Pomazotoideae* (1 tribu : *Pomazoteae*).
— *Gleasonioideae* (1 seul genre).
— *Guettardoideae* (1 tribu : *Gaettardeae*).
— *Ixoroideae* (7 tribus : *Coptosapelteae, Acranthereae, Cremasporeae, Gardenieae, Ixoreae, Chiococceae, Vanguerieae*).
— *Rubioideae* (19 tribus : *Hedyotideae, Cruckshanksieae, Argostemmatideae, Coccocypseleae, Schradereae, Hamelieae, Spermacoceae, Anthospermeae, Rubieae, Perameae, Psychotrieae, Triainolepideae, Lathraeocarpeae, Gaertnereae, Coussareae, Paederieae, Morindeae, Knoxieae* et *Craterispermeae*).
— *Hillioideae* (1 tribu : *Hillieae*).

Verdcourt (1958) rejette la sous-famille des *Ixoroideae* au sens de Bremekamp parce que le mécanisme de pollinisation très général dans ce groupe est, pense-t-il, présent dans un certain nombre de genres qui appartiennent à d'autres cercles d'affinités. Pour lui, la famille des Rubiacées se compose de 3 sous-familles, elles-mêmes divisées en 29 tribus :

— sous-famille *Rubioideae* (Raphides présents et graines albumineuses) : 17 tribus (*Psychotrieae, Coussareeae, Morindeae, Schradereae, Urophylleae, Craterispermeae, Knoxieae, Paederieae, Coccocypseleae, Argostemmateae, Ophiorrhizeae, Hamelieae, Cruckshanksieae, Hedyotideae, Anthospermeae, Spermacoceae, Rubieae*).
— sous-famille *Cinchonoideae* (Raphides absents, graines albumineuses, poils jamais vraiment cloisonnés) : 11 tribus (*Naucleeae, Cinchoneae, Rondeletieae, Mussaendeae, Catesbaeeae, Gardenieae, Ixoreae* — subtribu *Cremasporinae* — subtribu *Heinseniinae, Retiniphylleae, Alberteae, Vanguerieae, Chicocceae*).
— sous-famille *Gaettardoideae* (Raphides absents, graines exalbuminées ou seulement avec des traces d'albumen) : 1 tribu (*Guettardeae.*)

A. Richard (1830) crée la tribu des Gardéniées, mais les limites attribuées à cette tribu évolent au cours du temps : de nombreux genres classés parmi les Gardéniées ont été déplacés dans d'autres tribus « voisines », notamment dans les Ixorées, les Mussaendées et les Hypobathrées. Ces tribus ont, elles aussi, suivant les auteurs, pris place dans diverses sous-familles.

Source : MNHN, Paris

Schumann (1891) divise les Rubiacées en 2 sous-familles, les Cinchonoidées et les Coffeoidées. Les tribus des Gardéniées et des Mussaendées étaient placées, près l'une de l'autre, dans les Cinchonoidées, tandis que les Ixorées étaient incluses dans les Coffeoidées.

Verdcourt (1958) distingue 3 sous-familles et classe les 3 tribus (Gardéniées, Ixorées, Mussaendées) dans l'une d'elles : les Cinchonoidécs.

Bremekamp (1966) divise les Cinchonoidées de Verdcourt en 2 sous-familles, en se basant surtout sur la présence ou l'absence du mécanisme de pollinisation « ixoroïde », il place les Ixorées et les Gardéniées dans les Ixoroidées et les Mussaendées dans les Cinchonoidées.

Robbrecht (1980) divise les Gardéniées s.l. en trois groupes : les Gardéniées s.s., un groupe de genres transférés dans les Coffées (= Ixorées), et un 3e groupe pour lequel il établit une tribu nouvelle, les Hypobathrées. Cette nouvelle tribu est placée dans la sous-famille des Ixoroidées.

Encouragée par l'existence de remarquables corrélations entre types polliniques et types stomatiques pour les Ombellifères à l'échelle de la famille (Cerceau-Larrival, 1962 ; Guyot, 1965, 1966), des tribus (Guyot, 1971a ; Guyot et al., 1980) et des genres (Cerceau-Larrival, 1971, 1973 ; Guyot, 1971b ; Mandenova et al., 1978 ; Cauwet-Marc et al., 1978), il nous a semblé intéressant d'étudier le pollen (élément reproducteur) et les stomates (élément végétatif, programmé génétiquement, Humbert, 1977) parmi les représentants des Gardéniées, d'approfondir nos observations sur la structure de ces éléments et de noter comment ils se sont exprimés dans les différentes espèces. Leur caractérisation pourrait contribuer, en corrélation avec les données de la macromorphologie (travaux de N. Hallé, 1970), à l'élaboration d'hypothèses sur le niveau évolutif des taxons.

Bien que ces niveaux évolutifs soient difficiles à déterminer en l'absence quasi complète de données paléontologiques (pollen tricolpororé ou tripororé n'ayant pas été reconnu comme Rubiacées ; mauvaise conservation des feuilles par absence de cuticule épaisse), nous essayerons néanmoins de faire quelques remarques sur les caractères macromorphologiques, le pollen et les stomates pour les différents taxons étudiés. Il faut toutefois garder présent à l'esprit combien il est délicat d'attacher à un caractère une signification de « primitif » ou d' « évolué » et noter que les différents organes n'ont pas forcément atteint le même degré d'évolution en même temps (= heterobathmy de Takhtajan), sans parler des cas possibles d'évolution régressive.

L'étude palynologique et phytodermologique des Gardéniées que nous entreprenons dans ce mémoire se limitera géographiquement au Gabon. Tous les échantillons observés proviennent de l'Herbier du Muséum National d'Histoire Naturelle. Ils ont été déterminés et révisés par N. Hallé pour la flore du Gabon (1970). Cet auteur dénombre 26 genres pour les Gardéniées ; mais, compte tenu de la variabilité dans l'appartenance à cette tribu, nous n'en retiendrons que 13 :

Brenania (1 espèce)
Calochone (2 espèces)
Didymosalpinx (2 espèces)
Euclinia (1 espèce)
Gardenia (3 espèces)
Massularia (1 espèce)
Oxyanthus (10 espèces)
Polycoryne (1 espèce)
Porterandia (4 espèces)
Preussiodora (1 espèce)
Pseudogardenia (1 espèce)
Rothmannia (12 espèces)
Schumanniophyton (1 espèce, 3 variétés).

Ces genres sont exclusivement africains à l'exception de *Gardenia*, *Porterandia* et *Rothmannia*.

Les 40 espèces sont analysées dans ce travail avec les moyens désormais classiques en palynologie et en phytodermologie : la microscopie photonique et la microscopie électronique à balayage.

Parmi les 13 genres observés, *Rothmannia* a retenu notre attention pour la particularité chez

Source : MNHN, Paris

quelques espèces (3 espèces sur les 12 se trouvant au Gabon) de présenter une estivation dextre (caractère fixe pour les taxons qui le possédent). Nous avons recherché, à partir des données macromorphologiques (Hallé, 1970) et de nos résultats palynologiques, les affinités existant entre les unités infragénériques de *Rothmannia* ; à cette fin, nous avons été amenée à utiliser un traitement numérique phénétique. Nous avons écarté de notre analyse les renseignements fournis par la phytodermologie qui sont quantitativement trop faibles ; par contre, les caractères macromorphologiques et palynologiques employés sont en nombres sensiblement identiques. Pour compléter notre étude des *Rothmannia*, une analyse cladistique a été effectuée par 2 méthodes :

- arbre de Wagner (Wagner, 1961 ; Farris, 1970),
- compatibilités de caractères (Meacham, 1981).

Ces méthodes, relativement nouvelles, ne sont que très peu appliquées dans le domaine botanique.

A la suite de nos observations sur le pollen et les stomates et après avoir brièvement rappelé les familles voisines des Rubiacées, nous examinerons tour à tour principalement les relations palynologiques et phytodermologiques qui existent à notre connaissance entre Rubiacées et familles affines.

F. Hallé (1966) estime, à la suite d'une étude morphologique et biologique argumentée en quatre points :

1. Phytogéographie et écologie
2. Types biologiques
3. Morphologie de l'appareil végétatif
4. Morphologie et biologie des fleurs

que, de toutes les tribus qui composent la famille des Rubiacées, les Gardéniées sont les plus primitives. D'autres auteurs, plus récemment, émettent la même hypothèse (N. Hallé, 1970 ; Tirvengadum, 1982). Dans ce mémoire nous nous proposons, par nos observations sur les pollens et les stomates, de contribuer à discuter cette hypothèse.

Le présent mémoire se compose de sept parties :

1. Historique
2. Méthodologie
3. Terminologie
4. Morphologie du pollen et des stomates — Tendances évolutives
5. Évaluation du niveau évolutif des taxons étudiés
6. Essais d'analyses numériques : le genre *Rothmannia*
7. Relations entre Rubiacées et familles voisines.

Enfin, une conclusion générale résume les principaux résultats et envisage les voies de recherches ultérieures offertes par cette contribution palynologique et phytodermologique à l'étude des Gardéniées du Gabon.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

1. HISTORIQUE

1.1. LE POLLEN

Principaux travaux sur les Rubiacées.

Erdtman (1943, 1952, 1966) étudie 50 espèces de Rubiacées réparties dans les différentes tribus et dans les différents continents.

Verdcourt (1958), pour délimiter la famille et les différentes tribus, introduit dans sa classification les caractères des pollens (109 espèces examinées).

Certains auteurs, tels Straka et Simon (1969), ont étudié les pollens dans l'ensemble de la famille, mais pour une région donnée : 62 espèces de Madagascar et des Mascareignes.

Principaux travaux sur les Gardéniées s.l.

Mitra (1969), pour les Indes, étudie l'ensemble des Gardéniées (28 espèces réparties dans 12 genres).

D'autres auteurs ont fait des études systématiques plus ponctuelles : Sharma (1968) dans le genre *Randia*, Erdtman (1958) dans les genres *Randia* et *Gardenia* de l'ouest africain.

Signalons aussi les publications de Bridson et al. sur *Phellocalyx* (1980) ; F. Hallé sur *Atractogyne* (1962) — *Duroia*, *Oxyanthus*, *Massularia* (1966) ; N. Hallé sur *Monosalpinx* (1968) ; Leroy sur *Mantalania*, *Pseudomantalania* (1974) ; Lobreau-Callen sur *Aidia*, *Annomanthodia*, *Gardenia*, *Himalrandia*, *Porterandia*, *Randia*, *Rothmannia* (1978) ; Verdcourt sur *Catunaregam*, *Coddia*, *Himalrandia* (1981).

De nombreuses descriptions des pollens de Gardéniées s.l. ont été publiées dans des travaux sur des thèmes d'intérêts divers (taxinomie, géologie, géographie, étude des miels, etc...).

A partir des « Index bibliographique sur la morphologie des pollens d'Angiospermes » publiés par Thanikaimoni (1972, 1973, 1976, 1980), nous avons établi une liste bibliographique des genres ayant fait l'objet d'une description (Keddam-Malplanche, 1980 : 12-18).

1.2. LES STOMATES

Aucune étude n'a été faite exclusivement sur les Gardéniées, et peu sur les Rubiacées.

Bien que depuis Vesque (1889) on reconnaisse un type dit rubiacé (cellule-mère spéciale du stomate découpée dans la cellule-mère primordiale par 2 parois parallèles, stomate adulte accompagné de deux cellules accessoires parallèles à l'ostiole) repris par Metcalfe et Chalk (1950) et désigné comme type paracytique, peu d'études extensives furent entreprises dans cette famille.

C'est seulement en 1965 que Pant et Mehra publient un article sur l'ontogénie des stomates de quelques Rubiacées. Ils constatent qu'aucune étude ontogénique sur les stomates dits de type rubiacé

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

n'a été conduite sur des espèces appartenant à la famille des Rubiacées (excepté une seule référence à *Coffea arabica* de Tognini, 1894). Ils analysent donc la structure du stomate adulte et son développement dans les espèces suivantes :

Anthocephalus cadamba Miq.
Borreria hispida
Catesbaea spinosa L.
Cinchona succirubra Pav.
Coffea arabica L.
Coffea bengalensis Roxb.
Gardenia gummifera L. (Gardeniee)
Hamelia patens Jacq.
Ixora coccinea L.
Mussaenda frondosa L.
Oldenlandia corymbosa L.
Paederia foetida L.
Randia malabarica L. (Gardeniée)
Rubia cordifolia L.

Ils montrent que le stomate paracytique peut avoir 2 ontogénies différentes.

Bahadur et al. (1971) étudient, pour 26 espèces prises dans 11 tribus de la classification de Verdcourt, la structure et la répartition des stomates dans la feuille, le disque floral, la tige, les stipules, les bractées, le pédoncule et le pédicelle, les sépales, les pétales, l'androcée et le gynécée ainsi que le mode de développement de ces stomates dans ces mêmes organes.

Les conclusions principales de leur article sont les suivantes :

• Les stomates foliaires sont pour la plupart paracytiques, mais varient dans les autres organes, et particulièrement dans le disque floral où ils sont exclusivement anomocytiques.

• Les stomates périgènes du disque floral dériveraient de stomates paracytiques mésogènes par la perte du potentiel de division de leur cellule méristémoïde due à des facteurs « anthogenetic », les stomates du disque floral auraient une fonction d'hydathode.

Il confirment la conclusion de Pant et Mehra quant au double mode de développement produisant le stomate paracytique mésogène foliaire adulte « trilabrate type in which meristemoid has three cutting faces » et « dolabrate type in which the meristemoid has two cutting faces » et notent l'importance de cette information donnée par les stomates foliaires dans la famille des Rubiacées : le développement de type « trilabrate » se rencontre dans la sous-famille des Rubioïdées (sens Verdcourt et Bremekamp) et le développement mésogène « dolabrate » dans la sous-famille des Cinchonoïdées ; seules 4 espèces *Hamelia patens, Paederia foetida, Rubia cordifolia* et *Spermadictyon suaveolens* présentent une ontogénie des stomates (type « dolabrate ») qui les met en désaccord avec leur classement dans la sous-famille des Rubioïdées (sens Verdcourt et Bremekamp). D'autre part, certaines espèces comme : *Coffea arabica, Coffea bengalensis, Gardenia gummifera, Ixora coccinea* et *Randia malabrica* sont classées dans la sous-famille des Cinchonoïdées par Verdcourt (ceci est en accord avec l'ontogénie des stomates de type « dolabrate ») mais séparées dans une sous-famille des Ixoroïdées par Bremekamp.

Prenant en compte l'opinion de Verdcourt sur le caractère primitif du port ligneux (la plupart dans les Cinchonoïdées) comparé au port herbacé (la majorité dans les Rubioïdées), ils émettent l'hypothèse que les stomates « trilabrate » dérivent des stomates « dolabrate ».

Pour la première fois avec Bahadur et al., l'intérêt taxinomique et phylogénique des caractères stomatiques des Rubiacées était souligné.

Notons ici quelques travaux qui ne sont pas consacrés à une étude phytodermologique des Rubiacées mais dans lesquels une référence à certaines espèces de cette famille est donnée. Pour Payne (1970), *Malanea macrophylla* et *Psychotria sp.* ont des stomates mésogènes qu'il qualifie d'allélocytiques

Source : MNHN, Paris

parallélocytiques (« allelocytic, with an alternating complex of three or more C-shaped subsidiary cells of graded sizes ; parallelocytic, guard cells developed parallel to the subsidiary cells »). HUMBERT (1977), présentant une analyse comparative expérimentale de l'ontogenèse des principaux types stomatiques rencontrés chez les Dicotylédones, prend *Crucianella stylosa* comme représentant du type bicytique paracytique mésogène (travaux antérieurs : HUMBERT et GUYOT (1969) ; GUYOT (1970)).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

2. MÉTHODOLOGIE

2.1 LE POLLEN

o Microscopie photonique

Méthode de Wodehouse (1935)

Les pollens sans traitement sont montés entre lame et lamelle dans de la gélatine glycérinée colorée pour observer leur forme naturelle à l'état turgescent.

Méthode d'Erdtman : Acétolyse (1960, modifiée selon Hideux, 1972)

Technique chimique de fossilisation artificielle du grain de pollen par extraction de l'intine et du cytoplasme (acétylation au sens chimique du terme, Gray, 1965).

1. — Le matériel pollinique (étamines) est porté à l'ébullition dans un mélange anhydride acétique-acide sulfurique en proportion 9/1 pendant un temps variable selon la résistance de l'exine de l'espèce traitée et suivant l'effet recherché (grain entier, grain cassé).
2. — Centrifugation à 1 000 tours/mn.
3. — Le matériel est rincé à l'acide acétique pour éliminer les triacétates de cellulose formés (non hydrosolubles). Le rinçage peut être renouvelé.
4. — Centrifugation.
5. — Passage du matériel pollinique dans l'eau glycérinée (eau et glycérine à part égale) pendant au moins une demi-heure.
6. — Centrifugation.
7. — Montage dans la gélatine glycérinée entre lame et lamelle lutée à la paraffine.

o Microscopie électronique a balayage

Surface externe

Les pollens sont acétolysés puis passés dans l'alcool. Les pollens en suspension dans l'alcool sont transférés à l'aide d'une pipette fine, sur une lamelle collée sur un portoir de MEB. Ils se déshydratent et ainsi adhèrent suffisamment au support pour subir la métallisation. Les préparations à métalliser sont mises dans un appareil à faire le vide sur un socle tournant où elles reçoivent une couche uniforme d'or et palladium d'une épaisseur d'environ 200 Å. Les préparations sont alors prêtes pour l'observation.

Surface de rupture et surface interne

Après traitement chimique (acétolyse) :

Ultra-sons ou cryomicrotomie sont utilisés.

LABO DU MUSEUM PARIS

a) Ultra-sons (Méthode Cerceau et al., 1970)

Le générateur d'Ultrasons utilisé est un appareil de la société Piezo-Ceram Electronique ref. 16 G équipé de bases émettrices en titanate de baryum, vibrant aux fréquences 40, 500 et 1 000 Kc/s.

Source : MNHN, Paris

Le matériel, en suspension dans l'acide acétique, est mis dans un pilulier. Celui-ci est disposé dans une des cuves de l'appareil remplie d'eau, de manière à ce que l'intensité d'action soit optimale (le couvercle plastique du pilulier est du côté de l'élément vibrant). Les meilleurs résultats sont obtenus pour une fréquence de 40 Kc/s, à la puissance maximale de l'appareil (5,7 W/cm²) avec une durée variable selon le matériel.

Après vérification à la loupe binoculaire du pourcentage suffisant de cassures, remise en tube du matériel, centrifugation puis passage à l'alcool pour transfert sur portoir de MEB. Métallisation. Observation. Les effets des US de basse fréquence sur le pollen ont été étudiés par L. Marceau, 1969.

b) Cryomicrotomie

Le microtome à congélation utilisé est de type Sartorius. Il s'agit d'un système de congélation par l'acide carbonique liquide.

Un tube capillaire enfermé dans un flexible métallique amène directement l'acide carbonique de la bonbonne à la face inférieure de la table de congélation. A ce niveau, la conduite d'acide carbonique se divise en deux canaux dont l'un mène vers la chambre de congélation, l'autre vers le gicleur de refroidissement du couteau. Après son passage par la table de congélation, l'acide carbonique est évacué par 2 petits tubes vers l'arrière de façon à ne pas perturber l'opération de coupe. Par ce procédé, l'échantillon et le couteau sont refroidis en même temps, le couteau est toujours à la même température que l'échantillon, c'est un avantage pour les coupes, cela évite leur déformation et leur adhérence au rasoir. Le couteau est orientable, ce qui permet d'obtenir l'angle de coupe désiré. L'épaisseur des sections est réglable. On a choisi une épaisseur comprise entre la moitié et le tiers du diamètre du grain de pollen à étudier.

o Microscopie électronique par transmission

Les manipulations sont les suivantes (mises au point par M. Abadie, pour le traitement des grains de pollen non acétolysés-matériel d'herbier) :

1. — Double fixation du matériel : Glutaraldéhyde-Osmium.

1re fixation : au glutaraldéhyde.

Les pollens sont mis dans un mélange de glutaraldéhyde 6 % final avec un tampon cacodylate 0,1 % final (pH = 7,2-7,4.)

Pour diminuer la tension superficielle, on ajoute du Tween 80, 0,1 %.

Pour obtenir une meilleure pénétration, on dégaze avec une pompe à palette.

2e fixation : Osmium.

2. — Deshydratation : on emploie une série d'alcool 30°, 70°, 90°, 95°, 100°.
3. — Imprégnation : dans l'araldite ou dans un mélange araldite épon.
4. — Séparation au micromanipulateur.
5. — Mise sur bloc.
6. — Section.
7. — Contraste : acétate d'uranyl-Pb.

2.2. LES STOMATES

Des échantillons de quelques mm² de feuille sont prélevés en herbier *(dans le quart distal d'une feuille estimée adulte)* et portés à ébullition dans de l'eau ; ensuite, des lambeaux d'épiderme sont détachés de la face abaxiale, éclaircis dans de l'hypochlorite, montés dans de l'eau glycérinée et étudiés au microscope photonique.

Il est à noter que les lambeaux d'épiderme ont été généralement faciles à préparer, n'entraînant que rarement avec eux des cellules du mésophylle.

L'étude au microscope photonique est complétée par des observations au MEB : des fragments de feuille *sans traitement* comprenant nervure principale, nervure secondaire et limbe sont collés sur le portoir du microscope. Ces échantillons sont métallisés puis étudiés au MEB. (Ce mode d'observation ne fut que très rarement utilisé à cause des résultats médiocres obtenus, il faudrait envisager de soumettre le matériel à un traitement préalable, par exemple une cryofixation).

Source : MNHN, Paris

3. TERMINOLOGIE

3.1. LE POLLEN

L'observation de plus en plus détaillée des grains de pollens due au développement de la microscopie (photonique, électronique par transmission, électronique à balayage) a conduit à une pléthore de termes.

Déjà en 1965, Kremp dans « Morphologic Encyclopedia of Palynology » publiait 263 pages au format 22 × 28 cm pour recenser les termes palynologiques !

Nous citerons ici dans notre bibliographie quelques ouvrages marquants : Potonie (1934), Wodehouse (1935), Erdtman (1943, 1948, 1952, 1969), Faegri & Iversen (1950, 1975), Faegri (1956) ; ces ouvrages reflètent, avec beaucoup d'autres, l'évolution des terminologies en palynologie.

Nous essaierons dans ce travail d'appliquer les résolutions adoptées au cours d'un colloque organisé à Paris du 6 au 11 octobre 1975 par la Société Botanique de France et l'Association des Palynologues de Langue Française — A.P.L.F. —.

Symétrie

La symétrie des pollens est définie par la position des zones germinales dés le stage tétrade du développement. Les pollens *isopolaires* possèdent un axe de symétrie et un plan de symétrie perpendiculaire à cet axe.

Formes

Le premier élément de la classification des formes polliniques est constitué par la valeur du rapport P/E. P = longueur de l'axe des pôles, E = diamètre de la coupe optique équatoriale. Les mesures de P et de E se font sur le pollen vu en coupe optique méridienne.

D'après la valeur de ce rapport on classe les pollens en :

Pollens équiaxes $P = E$
Pollens longiaxes $P > E$
Pollens bréviaxes $P < E$

La classification des formes polliniques se fait aussi d'après le contour externe de l'exine du pollen en coupe optique méridienne (circulaire, elliptique...) et en coupe optique équatoriale.

Sporoderme

Ensemble des enveloppes recouvrant le contenu cellulaire d'un grain de pollen (exine + intine.)

— Paroi interne : Intine, pectocellulosique, détruite à l'acétolyse.

— Paroi externe : Exine, sporopollénique, résistant à l'acétolyse.

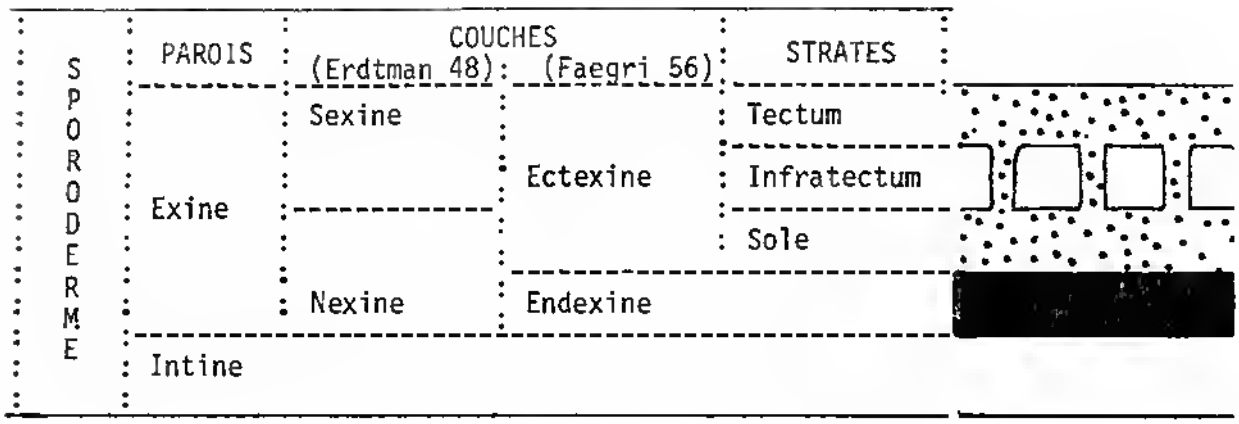
(Sporopollénine = polymères oxydés de carotènes et/ou d'esters de caroténoïdes, Brooks & Shaw, 1978).

Source : MNHN, Paris

— Couche : partie de paroi présentant des caractères particuliers, compte-tenu de critères physico-chimiques et ontogéniques.

— Strate : subdivision de couche.

SCHEMA A.P.L.F. 1975



Le terme de nexine est employé dans le cas où il n'est pas possible de reconnaître la sole de l'endexine sensu Faegri 1956 (c'est le cas en microscopie photonique et souvent en M.E.B.). Par contre, lorsqu'il est possible de préciser, les termes d'ectexine et endexine sont préférés.

La structure du tectum est décrite d'après Hideux & Ferguson, 1976 :

tectum complet : « strate externe de l'exine complète (fermée) » ;

tectum partiel : « strate externe de l'exine incomplète (ouverte ou partiellement fermée), columelles visibles de l'extérieur (M.E.B.) » ;

tectum perforé : « strate externe de l'exine incomplète (ouverte ou partiellement fermée), columelles invisibles de l'extérieur (M.E.B.) ».

La terminologie relative à l'ornementation de l'exine est, elle aussi, en accord avec Hideux & Ferguson, 1976 :

exine réticulée : « éléments sculpturaux fusionnés en réseau, lumières non ouvertes, rarement plus de 3 unités convergentes » ;

exine réticulée-différenciée : « éléments sculpturaux fusionnés en réseau, lumières non ouvertes, quelques unités fusionnées en lignes plus ou moins régulières plus importantes que les autres » ;

exine réticulée-rugulée : « éléments sculpturaux partiellement fusionnés en réseau, lumières fréquemment ouvertes ».

Le tectum est homogène ou hétérogène.

tectum homogène : présente une ornementation uniforme sur toute la surface du grain (antonyme : hétérogène).

Apertures (= zones germinatives potentielles)

Zones d'amincissement ou de disparition de l'exine permettant le passage du tube pollinique.

Si on se réfère aux couches de l'exine, c'est-à-dire à la structure, on définira :

l'*ectoaperture* est une interruption ou un amincissement de l'ectexine,

l'*endoaperture* est une interruption ou un amincissement de l'endexine.

Source : MNHN, Paris

Si on se réfère à la morphologie de l'aperture, on parlera de pore quand la zone germinale est à peu près isodiamétrique (*pollen poré*) et de sillon quand elle est allongée (*pollen colpé*) ; si le pollen présente un pore au milieu de chaque sillon, il sera dit *colporé*.

Autres termes relatifs aux apertures :

Syncolporé (syncolporate) : « colporate aperture in which the ectoaperture are anastomosed ». (Définition Thanikaimoni, 1978).

Annulus, margo, costa : « a distinct ring-like thickening or thinning of the ectexine bordering the pore is called *annulus*. A distinct thinning or thickening of the ectexine bordering the apertures having length/breadth ratio > 2 is called *margo* (margin). A distinct thickening of the endexine bordering the aperture is called *costa* ». (Définition Thanikaimoni, 1978).

Le terme *anneau* est employé dans ce travail uniquement avec un sens morphologique : il qualifie l'épaississement annulaire qui entoure la partie circulaire équatoriale de l'aperture des Rubiacées. On précisera ensuite la nature de cet anneau, qui chez les Gardéniées semble être ectexinique Abadie & Keddam-Malplanche (1975), *Gardenia imperialis*, Pl. 4 (1).

États de dissémination

Tétrade : « une tétrade provient de la division d'une cellule-mère en 4 cellules-filles émises dans l'atmosphère sous forme de 4 grains de pollen groupés ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961). Lors de la méiose une cellule-mère diploïde donne 4 tétraspores haploïdes (*stade tétrade*).

Eumonade : « une eumonade est un grain de pollen provenant de la division d'une cellule-mère de pollen en quatre cellules-filles émises séparément dans l'atmosphère ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961).
Grain de pollen résultant du développement d'une tétraspore après sa libération dans l'anthère lors de la digestion des parois callosiques (travaux d'ontogenèse récents).

Polyade : « une polyade est une unité morphologique provenant de la division d'au moins 4 cellules-mères accolées, et présentant au moins 2 plans de symétrie perpendiculaires, c'est-à-dire un axe d'ordre 2 ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961).

Massule : « Massulae are pollen-units that are usually larger than polyads in which the number of individual pollen grains is not ascertainable due to a large number of grains and/or a large amount of pollen fusion ». (Définition Walker & Doyle, 1975).

Pseudotétrade : « une pseudotétrade est une tétrade dans laquelle les cloisons internes séparant les grains ont disparu. Une pseudotétrade conserve l'apparence d'une tétrade ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961).

Pseudomonade : « une pseudomonade est un pollen unique, équivalent d'une tétrade, mais ayant perdu les caractères morphologiques de celle-ci ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961).

Monade : « une monade est un grain de pollen provenant d'une polyade ou d'une tétrade et se trouvant accidentellement à l'état d'unité ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961).

Terminologie particulière aux grains composés

Les tétrades seront mesurées selon les données de Oldfield (1959).

Le type de groupement des apertures (à 2 h, 6 h, 10 h) décrit par Fischer (1890, p. 43) chez *Erica* (Éricacées) est maintenant nommé « Loi de Fischer », bien que Luerssen (1869, p. 46 pour *Epilobium*) ait antérieurement remarqué ce mode d'arrangement.

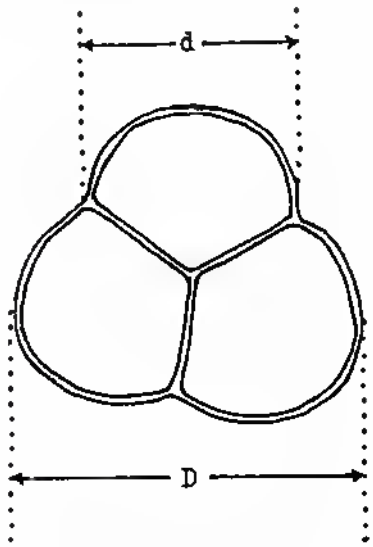
pollen composé calymmé : un pollen composé est calymmé « (du grec : enveloppé) quand l'ectexine enveloppe l'ensemble des grains de pollen sans présenter d'interruption d'un grain à un autre grain ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961) ;

pollen composé acalymmé : un pollen composé est « acalymmé dans le cas où l'ectexine est différenciée

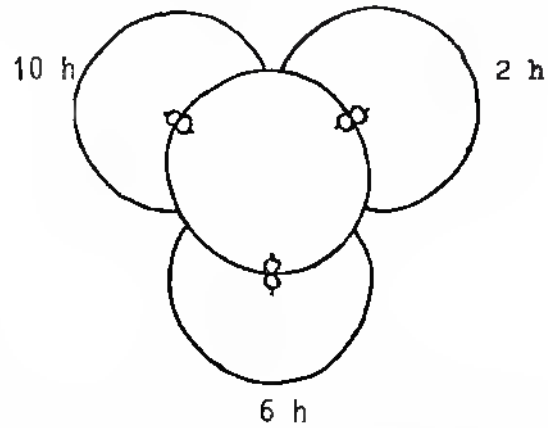
Source : MNHN, Paris

sur chaque grain mais ne forme pas une membrane continue d'un grain à l'autre ». (Définition Van Campo & Guinet, 1961) ;

face proximale d'une tétrade : face située à l'intérieur de la tétrade.



mesures selon Oldfield



apertures groupées selon « la Loi de Fischer ».

3.2. LES STOMATES

Comme pour la description des grains de pollen, il existe un problème de terminologie : il n'y a « pas d'harmonisation de la nomenclature utilisée dans les descriptions de types stomatiques, ... ce qui ne facilite pas la comparaison des résultats publiés par les auteurs » (Humbert, 1977).

Principaux termes utilisés dans ce travail :

Stomate : ensemble des 2 cellules de garde (ou cellules stomatiques) et de l'ostiole qu'elles délimitent.

Cellule-mère stomatique (= guard mother cell) : cellule qui se divisera par mitose égale en 2 cellules de garde.

Cellule méristémoïde (ou Cellule initiale) : cellule qui se divise par un nombre défini de mitoses asymétriques pour donner une cellule-mère stomatique et des cellules compagnes (cas des types stomatiques mésogène et mésopérigène) ; ou directement, par une mitose égale, 2 cellules de garde (cas du type stomatique périgène).

Cellules compagnes (ou Cellules annexes) (= subsidiary cells) : cellules formées par division asymétrique de la cellule méristémoïde, cellules-sœurs de la cellule-mère stomatique (types stomatiques mésogène et mésopérigène). Elles entourent le stomate et sont différentes des cellules épidermiques par leur taille et par leur forme.

Deux ensembles de terminologie se sont succédé au cours du temps :

• Les terminologies basées sur la structure des stomates adultes : terminologies purement descriptives (Vesque (1889), Francey (1936), Metcalfe et Chalk (1950), Dilcher (1974), Patel (1979)).

• Les terminologies basées sur le mode de développement des stomates : terminologies onto-

Source : MNHN, Paris

géniques (Florin (1933), Pant et Mehra (1964), Van Cotthem (1970), Fryns-Claessens et Van Cotthem (1973), Stevens et Martin (1978), Payne (1979), Rasmussen (1981)).

Prenant en compte à la fois les terminologies descriptives et les terminologies ontogéniques, Guyot (1966) distingue :

Type anomocytique périgène : la cellule initiale (méristémoïde) est la cellule-mère du stomate ; cette cellule provient de la division d'une cellule épidermique qui n'est plus reconnaissable lorsque la cellule-mère se divise en deux cellules de garde. Le stomate adulte est entouré de cellules toutes semblables.

Type anomocytique méso-périgène : la cellule initiale donne naissance à la cellule-mère du stomate après une seule division inégale ; la cellule-sœur de la cellule-mère du stomate est bien reconnaissable lorsque le stomate est jeune. Le stomate adulte est entouré de cellules toutes semblables ou est accompagné d'une cellule plus petite que les autres qui correspond à la cellule-sœur de la cellule-mère.

Type anisocytique méso-périgène : la cellule initiale donne la cellule-mère du stomate après deux divisions inégales, la deuxième cloison rencontrant la première en un seul point.
Le stomate adulte est entouré de trois cellules ou plus, dont une, en général, est plus petite.

Type anisocytique mésogène : la cellule initiale subit deux divisions inégales dont les cloisons se rencontrent en un seul point ; la petite cellule triangulaire ainsi formée se divise encore inégalement, par une cloison rencontrant les deux précédentes et délimite une cellule-mère entourée des trois cellules provenant de la division de la cellule initiale.
Le stomate adulte est typiquement entouré de trois cellules inégales, la plus petite étant, en général, facile à reconnaître.

Type tétracytique : la cellule initiale, subrectangulaire, subit deux divisions parallèles à ses petits côtés, qui isolent une cellule-mère médiane ; celle-ci se divise en deux cellules stomatiques par une cloison parallèle aux deux précédentes.
Le stomate adulte est typiquement entouré de quatre cellules : deux petites, parallèles à l'otiole, qui sont formées par la division de l'initiale et deux grandes, perpendiculaires à l'ostiole, qui sont des cellules-sœurs de l'initiale.

Type bicytique mésogène : les deux dernières cloisons formées au cours de la division de la cellule initiale se rencontrent en deux points et délimitent la cellule-mère du stomate. Selon l'orientation de la cloison formant l'ostiole, le stomate adulte sera bicytique diacytique (ostiole perpendiculaire aux deux cloisons précédentes) ou bicytique paracytique (ostiole parallèle aux deux cloisons précédentes).

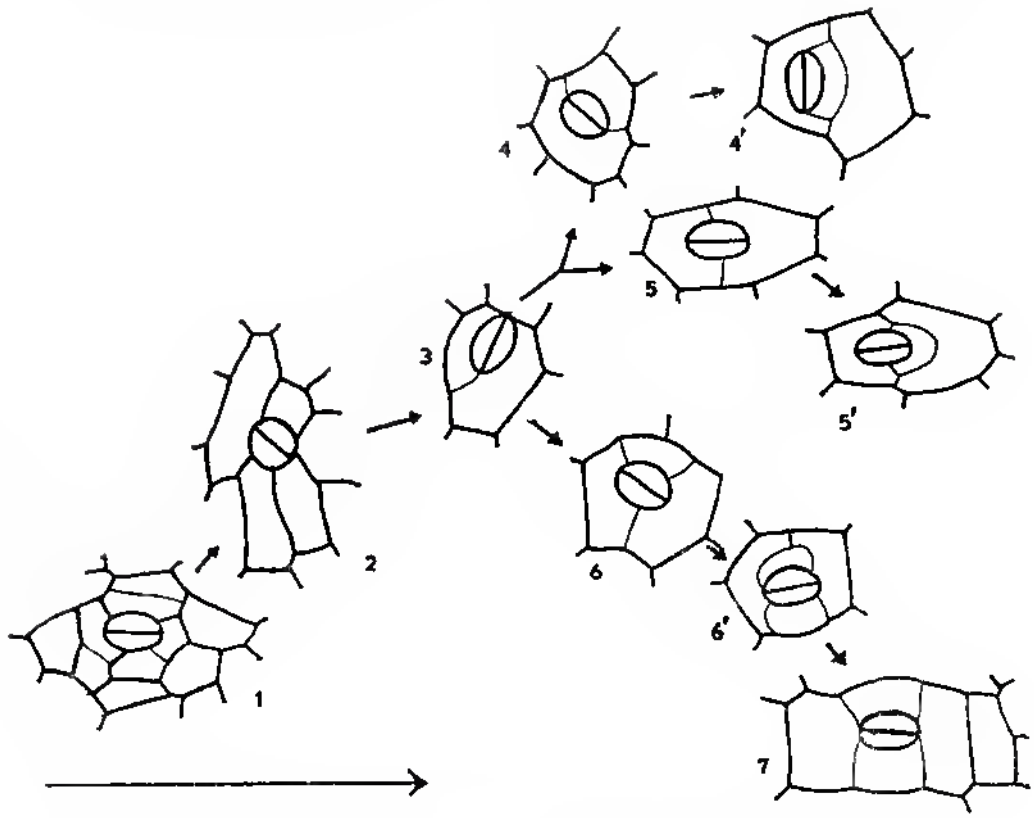
Il établit aussi des relations phylogéniques hypothétiques entre ces divers types de stomates : « L'évolution de l'appareil stomatique se ferait à partir du type anomocytique périgène vers les types anomocytique et anisocytique mésopérigènes et, à partir de ce dernier type, vers les types bicytiques mésogènes (diacytique ou paracytique) et vers le type anisocytique mésogène, ce dernier aboutissant au type tétracytique » (étude chez les Ombellifères. Tableau 1).

Dans ce mémoire, nous avons adopté la terminologie proposée par Guyot (1966) complétée comme il est indiqué dans le Tableau 8.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1

Relations phylogéniques des divers types de stomates rencontrés chez les Ombellifères.



Les différents types de stomates sont représentés schématiquement :
1 : stomate anomocytique périgène ;
2 : stomate anomocytique méso-périgène ;
3 : stomate anisocytique méso-périgène ;
4, 4' : stomates bicytiques paracytiques ;
5, 5' : stomates bicytiques diacytiques ;
6 : stomate anisocytique mésogène ;
6' : stomate tétracytique rattachable au type anisocytique ;
7 : stomate tétracytique.
Le sens de l'évolution des types stomatiques est indiqué par des flèches.

GUYOT (1966)

Source : MNHN, Paris

4. MORPHOLOGIE DU POLLEN ET DES STOMATES TENDANCES ÉVOLUTIVES

4.1. LE POLLEN

4.1.1. Matériel étudié

Le matériel observé est dans la plupart des cas gabonais (ou d'un pays limitrophe) et de préférence cité par N. Hallé dans la Flore du Gabon (1970) Tableau 2.

4.1.2. Observations

Forme

A maturité, au moment de sa dissémination, le pollen des Gardéniées se présente sous forme de grains simples ou de grains composés.

• Les grains composés ne sont connus, parmi les Rubiacées, que chez les Gardéniées (ou les genres marginaux) ; une exception est citée par Bremekamp (1957) : le genre *Gleasonia* Standl. présente des tétrades (*Gleasonieae* dans son système de classification). Des tétrades généralement tétraédriques (monades situées dans 2 plans perpendiculaires) sont observées dans les genres *Calochone* Keay, *Gardenia* Ellis, *Oxyanthus* DC., *Polycoryne* Keay, *Preussiodora* Keay. Ces tétrades sont calymmées (sensu Van Campo & Guinet, 1961).

La première représentation de la massule semble due à Schumann (1891), seul *Massularia acuminata* (G. Don) Bull. ex Hoyle se présente sous forme de massule acalymmée — Pl. 1 (1-6).

• La plupart des grains de pollen simples sont bréviaxes : *Porterandia* Ridley, *Pseudogardenia* Keay, *Rothmannia* Thunb., *Schumanniophyton* Harms.

Seuls, *Brenania* Keay et *Didymosalpinx* Keay sont longiaxes.

Dimensions

Les variations de taille sont peu importantes à l'intérieur de la tribu : de 21 µm (*Brenania brieyi*, *Porterandia cladantha*) à 45 µm (*Pseudogardenia kalbreyeri*) pour le diamètre équatorial E chez les pollens simples ; de 35,6 µm (*Polycoryne fernandensis*) à 53 µm (*Calochone acuminata*) pour d dans le cas des tétrades mesurées selon Oldfield (1959).

Apertures

• Les grains de pollen simples des Gardéniées sont généralement isopolaires, à symétrie radiale d'ordre 3 (disposition méridienne des 3 systèmes aperturaux à 120°). Les tétrades ont leurs apertures

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2 - LISTE DES SPECIMENS ETUDIES

BRENANIA			
brieyi (De Wild.) E. Petit	Le Testu 8370 (P) Le Testu 6056 (P)	Gabon, Ivicou Gabon, Hte Ngounyé	21.9.1930 6.9.1926
CALOCHONE			
acuminata Keay	N. Hallé & Villiers 5056 (P)	Gabon, Mts de Cristal, Nkan	8.2.1968
redingii (De Wild.) Keay	Le Testu 1357 (P)	Gabon, Sèla	14.8.1908
DIDYMOSALPINX			
lanciloba (S. Moore) Keay	Le Testu 8677 (P)	Gabon, Poungou - Matsima	13.1.1931
GARDENIA			
imperialis K. Schum.	Le Testu 7965 (P)	Gabon, Lastoursville	11.3.1930
ternifolia Schum. & Thonn. subsp. *jovis-tonantis* (Welw.) Verdc.	Bouquet 440 (P)	Congo, M'Bamba	12.9.1964
vogelii Hook.f. ex Planch.	Le Testu 1978 (P)	Gabon, Tchibanga	10.1.1915
MASSULARIA			
acuminata (G. Don) Bull. ex Hoyle	Le Testu 7889 (P)	Gabon, Lastoursville	3.2.1930
OXYANTHUS			
formosus Hook.f. ex Planch.	Klaine 2070 (P)	Gabon, Libreville	9.12.1900
gracilis Hiern	de Nere 1733 (P)	Gabon, forêt galerie de la Souaka	6.9.1963
laxiflorus K. Schum.	Le Testu 7924 (P)	Gabon, Milèdi	17.2.1930
pallidus Hiern	Le Testu 1989 (P)	Gabon, Tchibanga	18.1.1915
schumannianus De Wild. & Th. Dur.	Le Testu 1640 (P)	Gabon, Mayombe bayaka	26.10.1910
setosus Keay	A. Chevalier 26968 (P)	Gabon, Agonenzorck	7.10.1912
speciosus DC. subsp. *globosus* Oridson	Klaine 2400 (P)	Gabon, env. Libreville	19.10.1901
subpunctatus (Hiern) Keay	A. Walker s.n. (P)	Gabon, St Martin	1938
unilocularis Hiern	N. Hallé 2116 (P)	Gabon, Matadi	30.5.1963
POLYCORYNE			
castaneofulva (S. Moore) Keay	Le Testu 1632 (P)	Gabon, Tchibanga	29.9.1910
cladantha (K. Schum.) Keay	Hladik 1921 part A (P)	Gabon, Ipassa	20.1.1972
malaensis (De Wild.) Keay	Jean Louis 12934 (P)	Congo belge, Yangambi	12.12.1938
PREUSSIODORA			
sulphurea (K. Schum.) Keay	Ounlop 254 (K) Mann 288 (K)	Cameroons, Toko Cameroons, Rio del Rey	11.11.1926 1887
PSEUDOGARDENIA			
halbreyeri (Hiern) Keay	Le Testu 5856 (P)	Gabon, Hte Ngounyé	26.12.1925
ROTHMANNIA			
jollyana N. Hallé	Lecomte C50 (P)	Congo français, Niounvoux	1894
lateriflora (K. Schum.) Keay	Klaine 3156 (P) N. Hallé 1162 (P)	Gabon, Libreville Gabon, Makokou	26.11.1902 14.2.1961
libisa N. Hallé	Letouzey 12077 (P)	Cameroun, Ndongo	14.3.1973
liebrechtsiana (De Wild. & Dur.) Keay	Le Testu 1430 (P)	Gabon, Tchibanga	21.10.1908
longiflora Salisb.	Le Testu 8509 (P)	Gabon, Lastoursville	11.11.1930
lujae (De Wild.) Keay	Le Testu 7691 (P)	Gabon, Liyanga	27.11.1929
macrocarpa (Hiern) Keay	Le Testu 8813 (P) Le Testu 8061 (P)	Gabon, Iwatchi Gabon, Dyengué	12.5.1931 1.5.1930
mayumbensis (Good) Keay	Klaine 2267 (P)	Gabon, Libreville	3.7.1901
megalostigma (Wernh.) Keay	Le Testu 8147 (P)	Gabon, Lastoursville	30.6.1930
octomera (Hook.) Fagerl.	Le Testu 9369 (P) Le Testu 7547 (P)	Gabon, Mbica Gabon, Lastoursville	4.11.1933 22.10.1929
talbotii (Wernh.) Keay	Le Testu 8653 (P)	Gabon, Sindara Masango	1.1.1931
whitfieldii (Lindl.) Oandy	Le Testu 7886 (P)	Gabon, Lastoursville	1.2.1930
SCHUMANNIOPHYTON			
magnificum (K. Schum.) Harms var. *klaineanum* (Pierre ex A. Chev.) N. Hallé	Klaine 2000 (P)	Gabon	1900
var. *magnificum* Harms	N. Hallé 3017 (P)	Gabon, Bélinga	5.11.1964
var. *trimerum* (R. Good) N. Hallé	Le Testu 9374 (P)	Gabon, Nzoumou	6.11.1933

MUSEUM PARIS BIBLIOTHÈQUE

Source : MNHN, Paris

opposées 2 par 2 en 6 points situés aux milieux des faces de contact des monades (Loi de Fischer, 1890).

• L'aperture des Gardéniées est toujours composée :

ectoaperture = colporus (sillon méridien : amincissement de l'ectexine + pore équatorial : interruption de l'ectexine)

ou porus

endoaperture = de forme variable (elliptique, en forme de francisque, subcirculaire).

Le pore équatorial des Gardéniées est fréquemment entouré d'un anneau de nature ectexinique : Pl. 9(7), Pl. 2(3), Pl. 4(1), Pl. 1(6).

Les grains simples sont colpororés (sensu Blackmore, 1982) à l'exception du genre *Pseudogardenia* Keay, Pl. 9, tandis que les grains de pollen composés (tétrades, comme massule) sont le plus souvent pororés (ou assimilables à un pore).

Une tendance à la syncolporie est nette pour les pollens longiaxes.

Exine

• L'exine des Gardéniées se différencie en 2 couches distinctes, une couche externe (ectexine) et une couche interne (endexine).

L'ectexine comporte généralement 3 strates :

— une strate externe : le tectum. Il est quelquefois complet *Schumanniophyton magnificum* Pl 14 (1) ou perforé *Oxyanthus laxiflorus* Pl. 5 (10), *Brenania brieyi* Pl. 7 (5), *Porterandia annulata* Pl. 8 (3) mais le plus souvent partiel *Rothmannia whitfieldii* Pl. 13 (3) ;

— une strate moyenne : l'infratectum, celui-ci toujours columellaire ;

— une strate interne : la sole. Elle est massive et difficile à différencier par nos moyens d'investigation (microscope photonique, M.E.B.) de l'endexine. L'endexine est plus ou moins granuleuse chez les pollens simples colpororés, tandis que la face interne de l'exine (endexine ou sole ?) paraît lisse pour les grains pororés simples ou composés (zones extra-aperturales).

Un seul cas d'exine à structure plus complexe est illustré chez *Gardenia imperialis* Pl. 4 (2).

L'ornementation de l'exine est fréquemment réticulée *Oxyanthus unilocularis* Pl. 6 (11), parfois réticulée-rugulée *Oxyanthus gracilis* Pl. 5 (4, 6), rarement réticulée-différenciée *Didymosalpinx lanciloba* Pl. 7 (9).

Le tectum peut présenter une ornementation uniforme sur toute la surface du grain : il est homogène, ou au contraire hétérogène comme dans le cas de *Calochone redingii* Pl. 2 (5).

Les principaux caractères palynologiques sont résumés dans les tableaux 3, 4 et pour le genre *Rothmannia* dans le tableau 14.

Des descriptions « in extenso » peuvent être trouvées dans Keddam-Malplanche (1983).

4.1.3. Tendances évolutives

Au cours de ce paragraphe, nous envisagerons quel peut être l'apport de l'examen du pollen à la recherche de tendances évolutives pour les taxons étudiés.

Tendances évolutives suggérées par la taille du pollen et la valeur du rapport P/E

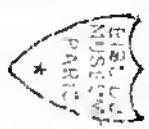
La taille du pollen est un caractère de valeur phylogénique très important, reconnu depuis Van Campo (1947, 1949) : l'augmentation de la taille marque une tendance évolutive des grains de pollen simples.

Pour les pollens bréviaxes, la longueur moyenne de l'axe polaire (moyenne des mesures de toutes les espèces d'un même genre) varie de 22,5 µm pour *Schumanniophyton* à 43 µm pour *Pseudogardenia*.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 3 - LES CARACTERES PALYNOLOGIQUES DES ESPECES A POLLEN SIMPLE

	P µm	E µm	P/E	Aperture			épaisseur exine µm	Tectum	Illustration
				ECA	anneau	ENA			
BRENANIA brieyi	24,2	21	1,15	sillon + pore	non	E	1,75	Hom.,perf.	Pl. 7 (1-5)
DIDYMOSALPINX lanciloba	25,2	24,4	1,03	sillon + pore	non	E	1,75	Hom.,rét.diff.	Pl. 7 (6-10)
PORTERANDIA annulata	25	28	0,89	sillon + pore	oui	F	1,5	Hét.,perf.	Pl. 8 (1-3)
castaneofulva	23,3	25,6	0,91	sillon + pore	non	F	2,25	Hét.,rét.	Pl. 8 (9-12)
cladantha	18,7	21	0,88	sillon + pore	non	E	1	Hom.,perf.	Pl. 8 (7-8)
malaensis	21	22,5	0,93	sillon + pore	non	F	1,5	Hét.,rét.	Pl. 8 (4-6)
PSEUDOGARDENIA balbreyeri	43	45	0,95	pore	oui	C	3	Hom.,rét.	Pl. 9 (1-9)
SCHUMANNIOPHYTON magnificum									
var. *klaineanum*	20	25	0,80	sillon + pore	?	?	1	complet	
var. *magnificum*	25	29,5	0,85	sillon + pore	non	E ?	1,25	complet	Pl. 14 (1-4)



P = Longueur de l'axe polaire E = Longueur du diamètre équatorial

ECA = ectoaperture

ENA = endoaperture : C = circulaire ; E = elliptique : F = en forme de francisque

Tectum : Hom. = homogène ; Hét. = hétérogène ; perf. = perforé ; rét. : réticulé ; rét. diff. = réticulé différencié (stries primaires).

Les valeurs indiquées sont les moyennes de 20 mesures

Genre *ROTHMANNIA* : voir Tableau 14

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4 - LES CARACTERES PALYNOLOGIQUES DES ESPECES A POLLEN EN TETRADE

	D µm	d µm	D/d	Aperture			épaisseur exine µm	Tectum	Illustration
				ECA	anneau	ENA			
CALOCHONE									
acuminata	70	53	1,32	sillon + pore	oui	C	3	Hét.,rét.	Pl. 2 (1-4)
redingii	57,3	42,6	1,34	sillon + pore	oui	C	1,7	Hét.,rét.,perf.	Pl. 2 (5-8)
GARDENIA									
imperialis	50,6	37,8	1,34	sillon + pore	oui	C	1,5	verruqueux	Pl. 3 (1-3), Pl. 4 (1-3)
ternifolia	50,4	37,8	1,33	sillon + pore	oui	C	1,6	Hom.,perf.-rug.	Pl. 3 (4-6)
vogelii	50,6	38,3	1,32	pore	oui	C	1,5	Hom.,perf.-rug.	Pl. 3 (7-10)
OXYANTHUS									
formosus	65,9	45	1,46	sillon + pore	oui	C	3	Hom.,rét.-perf.	Pl. 5 (1-3)
gracilis	57,7	39,8	1,45	sillon + pore	oui	C	var. 2,5-3,5	Hom.,perf.-rug.	Pl. 5 (4-7)
laxiflorus	48,4	33,5	1,44	pore	oui	C	1,75	Hom.,perf.	Pl. 5 (8-11)
pallidus	62,5	44,5	1,40	pore	oui	C	var. 1-1,5	Hét.,rét.,perf.	
schumannianus	54,5	40,5	1,34	pore	oui	C	2	Hom.,perf.-rug.	Pl. 5 (12-13)
setosus	68,7	46,6	1,47	pore	oui	C	1,75	Hom.,rét.-perf.	Pl. 6 (1-4)
speciosus	47,5	34,5	1,37	sillon + pore	oui	C	2	Hom.,perf.	Pl. 6 (5-7)
subpunctatus	60,5	43,5	1,39	sillon + pore	oui	C	var. 2,5-4,6	Hom.,rét.	Pl. 6 (8-10)
unilocularis	69,9	48,9	1,42	sillon + pore	oui	C	var. —> 5	Hom., rét.	Pl. 6 (11-13)
POLYCORYNE									
fernandensis	47,6	35,6	1,33	sillon + pore	oui	C	1	Hét.,perf.,comp.	Pl. 1 (7-9)
PREUSSIODORA									
sulphurea	64	45	1,42	pore	oui	C	2	Hét.,rét.,perf.	

D et d sont mesurés selon OLDFIELD

ECA = ectoaperture

ENA : C = endoaperture circulaire

exine : var. = épaisseur de l'exine variable d'un endroit à l'autre du grain

Les valeurs indiquées sont les moyennes de 20 mesures

Tectum : Hom., rét.-perf. = Homogène, réticulé fin à la limite de perforé
perf.-rug. = perforé-rugulé
Hét.,rét.,perf. = Hétérogène, réticulé et perforé
Hét.,perf.,comp. = Hétérogène, perforé et complet

Source : MNHN, Paris

La longueur de l'axe P pour les espèces à pollens longiaxes est de 24,2 µm pour *Brenania* et de 25,2 µm pour *Didymosalpinx*.

Les dimensions du pollen (P et E) sont indiquées dans le TABLEAU 5, ainsi que la valeur moyenne du rapport P/E pour les taxons étudiés : une augmentation de la longueur de l'axe P correspond à une augmentation du rapport P/E pour les grains de pollen bréviaxes et à une diminution de ce rapport pour les grains de pollens longiaxes.

Pollen bréviaxe —P augmente→ Pollen subsphéroïdal

Pollen longiaxe —P augmente→ Pollen subsphéroïdal

Dans les 2 cas : lorsque la longueur de l'axe P augmente : le rapport P/E tend vers 1.

Tendances évolutives suggérées par les apertures

Une première indication peut nous être donnée par le nombre des apertures.

• Les pollens des espèces examinées présentent généralement 3 systèmes aperturaux pour les grains simples (eumonades) ainsi que pour les tétrades (composées de 4 monades triaperturées). Quelques cas de symétrie radiale d'ordre 2 ou 4 sont toutefois notés, par exemple pour *Rothmannia* dans les espèces *R. liebrechtsiana* et *R. mayumbensis*. Les monades qui composent la massule de *Massularia acuminata* ont souvent une symétrie d'ordre supérieur à 3.

La tendance évolutive 3 apertures - - - - - -> n apertures semble acceptée par un grand nombre d'auteurs dont LEWIS (1965) pour le genre *Hedyotis* (Rubiacées).

Cette tendance est confirmée à l'intérieur des Rubiacées : pour les Gardéniées nous avons presque exclusivement des pollens à symétrie d'ordre 3, tandis que certains pollens d'une tribu plus évoluée comme les Spermacocées peuvent présenter 21 apertures (*Borreria dibrachiata* cité par VERDCOURT, 1958).

La symétrie d'ordre 2, rencontrée simultanément avec la symétrie d'ordre 4 et 3 pour *Rothmannia liebrechtsiana* et *R. mayumbensis*, sera interprétée ici en suivant l'hypothèse de REITSMA (1970) comme le résultat d'un processus avorté (Anomalie au niveau de la position relative des tétraspores dans la tétrade, HIDEUX, comm. pers.) qui aurait dû conduire à l'acquisition de 4 apertures (et non comme une régression). Notons enfin que dans l'arbre de WAGNER, ces 2 *Rothmannia* occupent les extrémités de 2 lignées différentes. (voir p. 78.)

• Depuis CERCEAU-LARRIVAL (1962) et VAN CAMPO (1966), l'évolution suivante de l'ectoaperture (ECA) semble admise par tous les auteurs :

sillon long - - - - -> sillon court - - - - -> pore

L'opinion selon laquelle ECA et endoaperture (ENA) évoluent indépendamment l'une de l'autre, mais dans la même direction semble elle aussi admise. L'ENA évoluera : ENA elliptique (l'axe le plus long de l'ENA perpendiculaire à l'axe le plus long de l'ECA) - - - - -> ENA circulaire. (Direction évolutive déjà indiquée par CERCEAU-LARRIVAL, 1962).

Parmi les taxons étudiés, à côté d'un type apertural primitif (ECA = sillon méridien long + pore équatorial sans anneau ; ENA = de forme elliptique, allongée perpendiculairement à l'axe le plus long de l'ECA), nous avons observé les associations ECA-ENA suivantes. (voir p. 30).
caractérisées soit par une complication de l'ECA avec apparition d'un anneau [de nature ectexinique ABADIE et KEDDAM-MALPLANCHE (1975), *Gardenia imperialis* Pl. 4 (1)],

soit par une complication progressive de l'ENA avec apparition d'extensions latérales lui donnant une forme de francisque [*Rothmannia macrocarpa* Pl. 12 (10)].

Les 12 espèces gabonaises du genre *Rothmannia* (Pl. 10-13) possèdent des grains de pollen colpororés dans lesquels la quasi-totalité des association ECA-ENA présentes au niveau des Gardéniées existent.

Source : MNHN, Paris

Le stade « poré » qui n'a pas été atteint par les *Rothmannia* (passage facile à imaginer par l'intermédiaire de *R. liebrechtsiana*) est représenté dans les Gardéniées par *Pseudogardenia kalbreyeri* (Pl. 9) et la plupart des pollens composés.

réduction ou complication du sillon	ECA / ENA	réduction progressive du sillon, complication progressive du pore		
		sillon externe méridien de longueur variable + pore interne équatorial sans anneau	sillon externe méridien de longueur variable + pore interne équatorial avec anneau	pores avec anneau
	elliptique	BRENANIA DIDYMOSALPINX PORTERANDIA *cladantha* ROTHMANNIA *jollyana* *lateriflora* *megalostigma* SCHUMANNIOPHYTON	ROTHMANNIA *libisa* *longiflora* *octomera*	
	circulaire		ROTHMANNIA *liebrechtsiana* quelques TETRADES	PSEUDOGARDENIA la majorité des TETRADES MASSULARIA
	en francisque	PORTERANDIA *castaneofulva* - *nalaensis* ROTHMANNIA *macrocarpa*	PORTERANDIA *annulata* ROTHMANNIA *lujae* *mayumbensis* *talbotii* *whitfieldii*	

Tendances évolutives suggérées par l'examen de l'exine

Successivement, les caractères du tectum, de l'infratectum et de la surface interne de l'exine seront examinés.

• Le tectum est important à prendre en compte dans une étude phylogénique des taxons mais la direction donnée par les auteurs entre les diverses structures de celui-ci n'est pas constante.

L'acquisition d'un niveau de complexité supérieur peut être considérée comme une tendance évolutive selon une hypothèse avancée dès 1949 par Van Campo.

Dans le groupe étudié, 2 niveaux évolutifs peuvent être définis en fonction de leur complexité respective (en suivant Hideux, 1979) :

— tectum à niveau évolutif faible caractérisé par une structure relativement simple (tectum partiel, perforé ou complet astructurés).

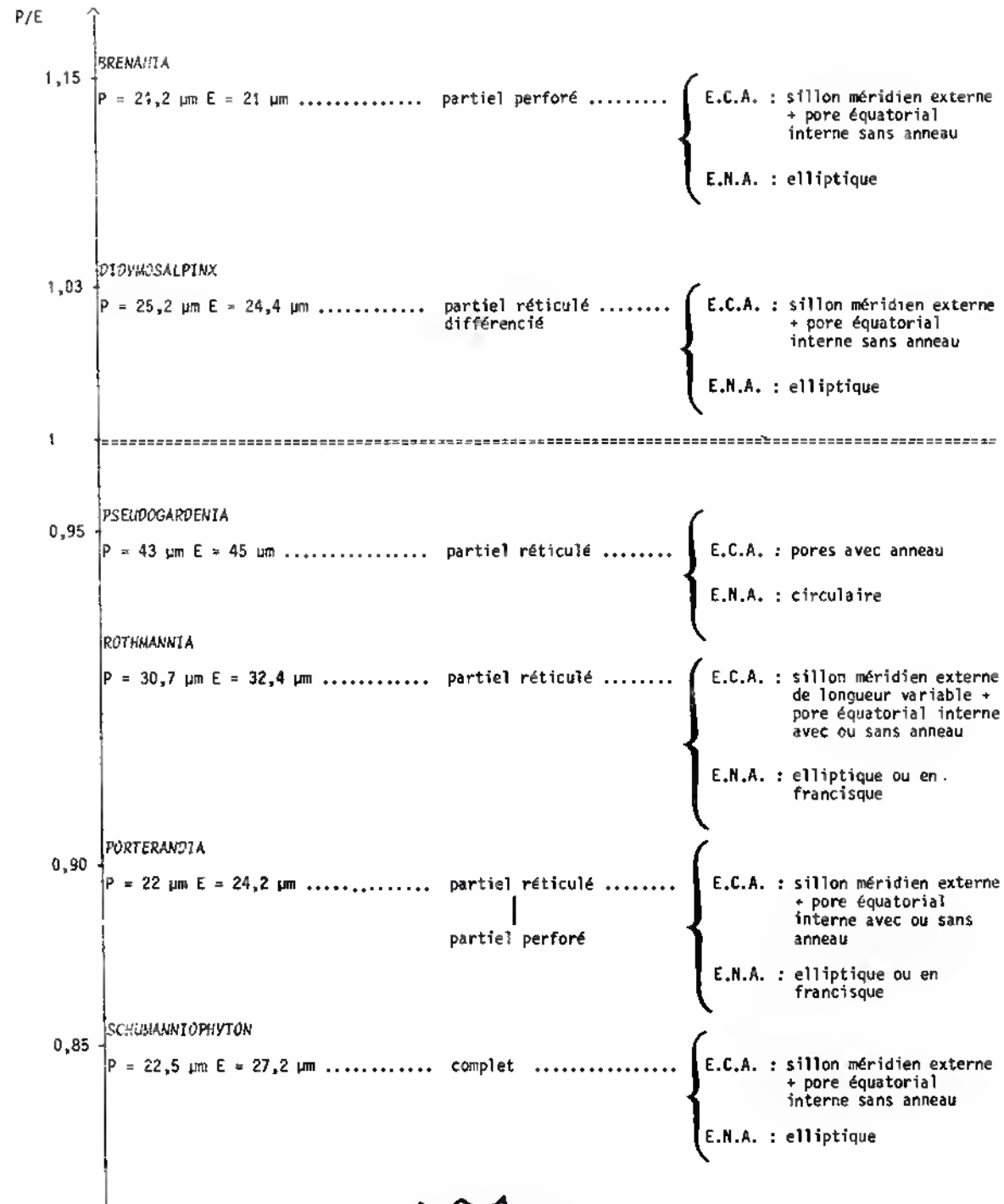
— tectum à niveau évolutif moyen caractérisé par l'acquisition d'une suprastructure (ou d'une structure horizontale). Seul, *Gardenia imperialis* est suprastructuré (Pl. 3 et 4). Les autres taxons ont un tectum à niveau évolutif faible ; à l'intérieur de ce niveau, la tendance évolutive entre les trois types de structures tectum complet, tectum partiel perforé, tectum particl réticulé est controversée comme l'indiquent Walker & Doyle (1975) :

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 5

Les Pollens simples

P/E, P, E (moyennes) - Tectum - Aperture



BIBL DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

tectum partiel réticulé
↑↓
tectum partiel perforé
↑↓
tectum complet

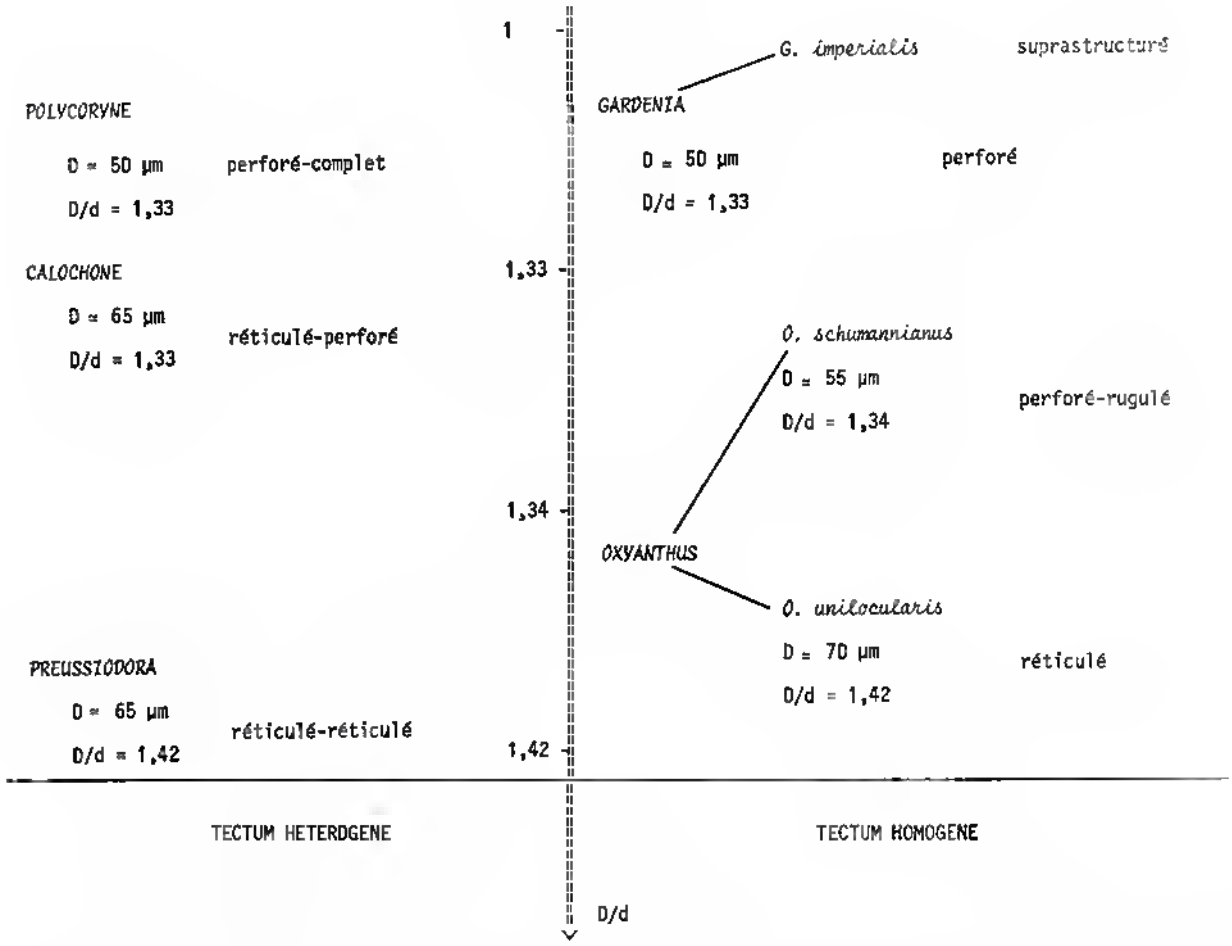
A l'intérieur du groupe qui nous intéresse ici, parmi les grains de pollen simples, si les tendances « augmentation de taille et passage de l'état colporé à l'état poré sont admises », l'hypothèse d'un niveau évolutif croissant peut être postulée — TABLEAU 5 — :

tectum complet (*Schumanniophyton*) ——→ tectum partiel perforé (*Porterandia*) ——→ tectum partiel réticulé (*Pseudogardenia*) pour les bréviaxes,
tectum perforé (*Brenania*) ——→ tectum partiel réticulé différencié (*Didymosalpinx*) pour les longiaxes.

TABLEAU 6

Les tétrades

D/d, D (moyennes) - Tectum



Pour les Gardéniées observées ici, nous avons remarqué, dans le cas des grains de pollen simples, un sens évolutif croissant lorsque le rapport P/E tend vers 1.

Source : MNHN, Paris

Pour les grains composés lorsque le rapport D/d tend vers 1 le tectum évolue de :

tectum réticulé (*Oxyanthus unilocularis*) ———→ tectum perforé (*O. schumannianus*) ———→ tectum complet (*Polycoryne*) ———→ tectum suprastructuré (*Gardenia imperialis*) — Tableau 6 —.

• L'infratectum est columellaire dans le groupe des Gardéniées. La forme et l'agencement des columelles n'ont que rarement été cités comme indicateur de tendance évolutive.

• L'apparence de la face interne de l'exine est, nous semble-t-il, un *caractère primordial* à examiner pour les Rubiacées. Van Campo (1971) remarque qu'une endexine granuleuse est généralement liée à la gamopétalie. (Les Rubiacées sont gamopétales). Tous les pollens simples colpororés présentent une surface interne granuleuse, quelquefois même très fortement granuleuse comme c'est le cas pour les longiaxes. Par contre, nous remarquons que *Pseudogardenia* (pollen simple bréviaxe pororé) présente une surface interne *lisse en dehors des apertures* ; il en est généralement de même pour les pollens composés. Nos observations au MEB ne nous permettent pas d'envisager la nature de cette strate interne lorsque celle-ci apparaît lisse (endexine ou sole ?) ; des préparations examinées au MET pourraient vraisemblablement nous aider.

Van Campo (1980), à la 5e conférence internationale de Cambridge, présentait un schéma indiquant une disparition de l'endexine en fin de phylum des Astéridées.

Raj Bhoj (1961) notait une absence de la couche interne (N3) dans les Acanthacées évoluées.

Dans notre groupe, la surface interne du pollen semble évoluer dans le sens :
surface interne granuleuse (= endexine granuleuse) - - - - → surface interne d'apparence lisse ;
sans que nous puissions dans l'état actuel de nos connaissances préciser davantage.

L'examen au MET du sporoderme de *Gardenia imperialis* met en évidence une endexine massive dans sa partie en contact avec la sole et une endexine granuleuse intérieurement. La partie granuleuse de l'endexine est d'épaisseur variable. Une étude précise de ce caractère au MET pour d'autres taxons devra être envisagée ultérieurement.

• Rappelons aussi que l'épaisseur relative des différentes couches (ectexine-endexine) est souvent avancée comme caractère phylogénique important, mais la direction évolutive en est controversée. Il nous semble que ce caractère est associé au tectum et comme lui est susceptible de réversibilité ; comme cette caractéristique est moins facilement accessible (difficulté de mesurer les différentes couches) que l'aspect de la surface tectale, elle n'a pas été envisagée.

Tendances évolutives suggérées par l'état du pollen au moment de sa libération dans l'air.

Le pollen des Gardéniées est émis sous forme de pollen simple (eumonades) ou de pollen composé (massule et tétrades).

Un certain nombre d'auteurs tels que Bessey (1915) pensent : « The condition of powdery pollen is more primitive than that with coherent or massed pollen » ; Kuprianova (1966), Hickey et Doyle (1977) expriment eux aussi la même opinion. Cette hypothèse ne va pas dans le sens direct du concept : « évolution = raccourci de l'ontogenèse ».

Pour certains groupes comme les Mimosacées, cette tendance semble être inversée ; Van Campo & Guinet (1961) émettent l'hypothèse d'un passage pouvant se résumer ainsi :

tétrade acalymmée ——→ pseudotétrade ——→ pseudomonade ——→ grain simple

et voient une confirmation de leur hypothèse dans l'exemple de la tétrade de *Periploca laevigata* Ait. (Asclépiadacées) dans laquelle les cloisons internes, criblées de nombreuses perforations, sont en voie de disparition.

Les pollens composés des Gardéniées se présentent sous forme de massule acalymmée ou de tétrades *calymmées*, dans aucune espèce nous n'avons trouvé de traces de disparition des faces proximales ; ces pollens composés ont généralement atteint le niveau évolutif le plus élevé dans leur système

Source : MNHN, Paris

apertural (pore entouré d'un anneau), on a aussi noté pour eux une évolution de la face interne de l'exine vers une apparence lisse au MEB. Ni les caractères stomatiques, ni les caractères macromorphologiques ne donnent à penser que les espèces qui présentent des pollens composés sont à un niveau évolutif faible.

Mais il est important de noter que nous n'avons pas trouvé de relation discernable entre les eumonades et les grains composés (Nilsson, 1970, même constatation pour les Gentianacées). Eumonades, massule, tétrades semblent évoluer indépendamment, elles atteignent des niveaux évolutifs équivalents par des voies différentes. Nos observations actuelles ne nous permettent pas de prendre position sur une direction évolutive entre : grain pollen simple ⟵ ⟶ grain pollen composé.

4.2. LES STOMATES

4.2.1. Matériel étudié

Les spécimens examinés sont les mêmes que dans l'étude palynologique, sauf pour ceux mentionnés dans le Tableau 7.

4.2.2. Observations

Bien que notre étude fût exclusivement effectuée sur du matériel adulte nous pensons, compte tenu de précédentes études ontogéniques (Guyot, 1966 ; Humbert, 1977), pouvoir rattacher les formes stomatiques observées au schéma proposé par Guyot, grâce à des relations topologiques évidentes dues au fait que chaque type stomatique est formé suivant un plan de développement précis et caractéristique.

Ainsi, à partir des configurations stomatiques rencontrées parmi les Gardéniées, nous pouvons proposer un schéma expliquant les relations entre ces diverses formes (Tableau 8).

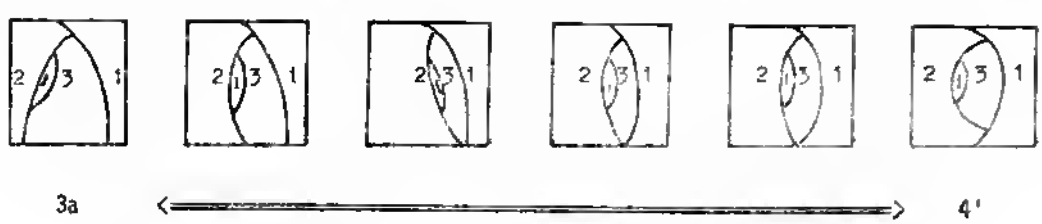
La notation employée paraît sans doute pléthorique, mais elle permet de décrire les formes observées de manière concise à partir du schéma. Celui-ci reste ouvert à toute adjonction d'autres figures stomatiques.

Comme il a été remarqué depuis Vesque (1889) les stomates des Rubiacées sont en majorité de type « rubiacé » : mais à côté de ces formes paracytiques typiques que nous nommons en suivant Guyot (1966) : 4, 4′, 4″ (Pl. 15), il faut souligner l'abondance de formes secondaires intermédiaires et de variantes qui sont schématisées sur le tableau 8.

Les formes secondaires intermédiaires

Les formes secondaires intermédiaires les plus fréquemment rencontrées pour les Gardéniées sont les 3a et 3a′ (Pl. 15). (Notons que la forme nommée 3a fut décrite par Payne (1970) pour *Ipomea hederacea*, Convolvulacées).

Entre la forme secondaire intermédiaire 3a et la forme principale 4′, on peut imaginer plusieurs formes de passage qu'il n'est, bien entendu, pas question de noter différemment.



Source : MNHN, Paris

TABLEAU 7 - LISTE DES SPECIMENS ETUDIES (PHYTODERMOLOGIE)

(Les spécimens examinés sont les mêmes que pour l'étude palynologique - Tableau 2 - sauf pour ceux mentionnés ci-dessous)

CALOCHONE			
acuminata Keay	N. Hallé & Villiers 4827 (P)	Gabon, Mts de Cristal, Nkan	1. 2.1968
GARDENIA			
vogelii Hook.f. ex Planch.	Le Testu 8862 (P)	Gabon, Ndoumbacoumbi	18.6.1931
OXYANTHUS			
uniloculoris Hiern	N. Hallé 1983 (P)	Gabon, Ndjolé	1.5.1963
POLYCORYNE			
fernandensis (Hiern) Keay	Le Testu 7938 (P)	Gabon, Lastoursville	25.2.1930
PREUSSIODORA			
sulphurea (K. Schum.) Keay	Lecomte E 66 (P)	Gabon, Mayomba	2-3.1894
BRENANIA			
brieyi (De Wild.) E. Petit	Le Testu 8370 (P)	Gabon, Ivicou	21.9.1930
DIDYMOSALPINX			
konguensis (Hiern) Keay	N. Hallé 757 (P)	Gabon, La Nkouloungo	15.7.1959
PORTERANDIA			
cladantha (K. Schum.) Keay	N. Hallé 3602 (P)	Gabon, Bélinga	26.12.1964
nalaensis (De Wild.) Keay	Jean Louis 7347 (P)	Congo belge, Yangambi	31.12.1937
ROTHMANNIA			
lateriflora (K. Schum.) Keay	N. Hallé 1162 (P)	Gabon, Makokou	14.2.1961
libisa N. Hallé	Farron 4418 (P)	Gabon, Sibiti	16.8.1965
macrocarpa (Hiern) Keay	Le Testu 8813 (P)	Gabon, Iwatchi	12.5.1931
megalostigma (Wernh.) Keay	Le Testu 8716 (P)	Gabon, Bangoussou	31.3.1931
octomera (Hook.) Fagerl.	Le Testu 5086 (P)	Gabon, entre Guidouma et Ste Croix	20.11.1924

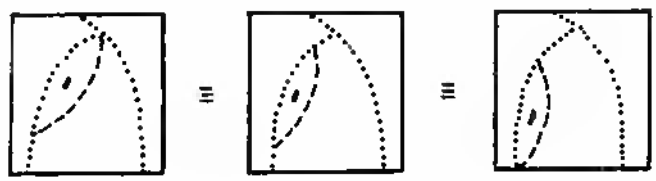
Source : MNHN, Paris

L'important est de remarquer que ces formes de passage, obtenues après un nombre égal de divisions de la cellule méristémoïde, sont situées sur un même niveau horizontal dans le TABLEAU 8.

Une forme de passage entre les 2 formes intermédiaires secondaires 3a′ et 3′a est illustrée chez *Oxyanthus laxiflorus* (Pl. 16).

Les variantes

Prenons comme exemple 3aα et 3aβ



Les formes 3aα et 3aβ sont toutes deux des variantes de la forme secondaire intermédiaire 3a, suivant la position de la 3e cloison. Elles sont toutes trois sur un même niveau horizontal dans le TABLEAU 8.

Les stomates anisocytiques mésogènes (6, 6′, 6″ ...) sont indiqués seulement pour comprendre les formes 6a (6aγ et 6aα) et 6a′ (Pl. 15), seul le type 6 n'a été que très exceptionnellement remarqué chez *Oxyanthus pallidus* et *Oxyanthus schumannianus*.

Le type 3 (anisocytique méso-périgène) est très rarement présent : chez *Oxyanthus gracilis*, *Oxyanthus schumannianus*, *Schumanniophyton magnificum* var. *trimerum*, *Rothmannia talbotii*.

Notre étude des stomates des Gardéniées a donc confirmé la prédominance duty pe « rubiacé » (principalement sous les formes 4′ et 4″), mais aussi mis en évidence une grande variété de formes stomatiques.

Les caractères phytodermologiques sont résumés dans le TABLEAU 9. Des diagnoses stomatiques pour chaque espèce peuvent être trouvées dans KEDDAM-MALPLANCHE (1983), ainsi que la description du trichome.

Dans le tableau 9 :

A côté du type stomatique dominant, le type stomatique le plus évolué est noté. « Chez un taxon donné, le type stomatique le plus intéressant à considérer ne serait pas forcément le type majoritaire, mais le plus évolué, quelle que soit sa fréquence » (GORENFLOT, 1971). Nous noterons aussi, s'ils existent, les types intermédiaires. « La recherche des formes de passage est importante, car leur présence indique certaines tendances évolutives chez les espèces où elles se trouvent représentées » (HUMBERT, 1977).

STACE (1965) utilise la fréquence, la longueur d'onde et l'amplitude des sinuosités des parois épidermiques ; ici, nous différencierons plus simplement 3 catégories de cellules : à parois rectilignes, à parois ondulées, à parois profondément échancrées (Puzzle).

4.2.3. TENDANCES ÉVOLUTIVES

La phytodermologie, au même titre que d'autres disciplines, peut apporter de précieuses indications sur le niveau évolutif des taxons (au niveau générique notamment).

Nous avons considéré que deux formes stomatiques adultes présentent le même niveau évolutif

Source : MNHN, Paris

DOLABRATE (BAHADUR & al., 1971)

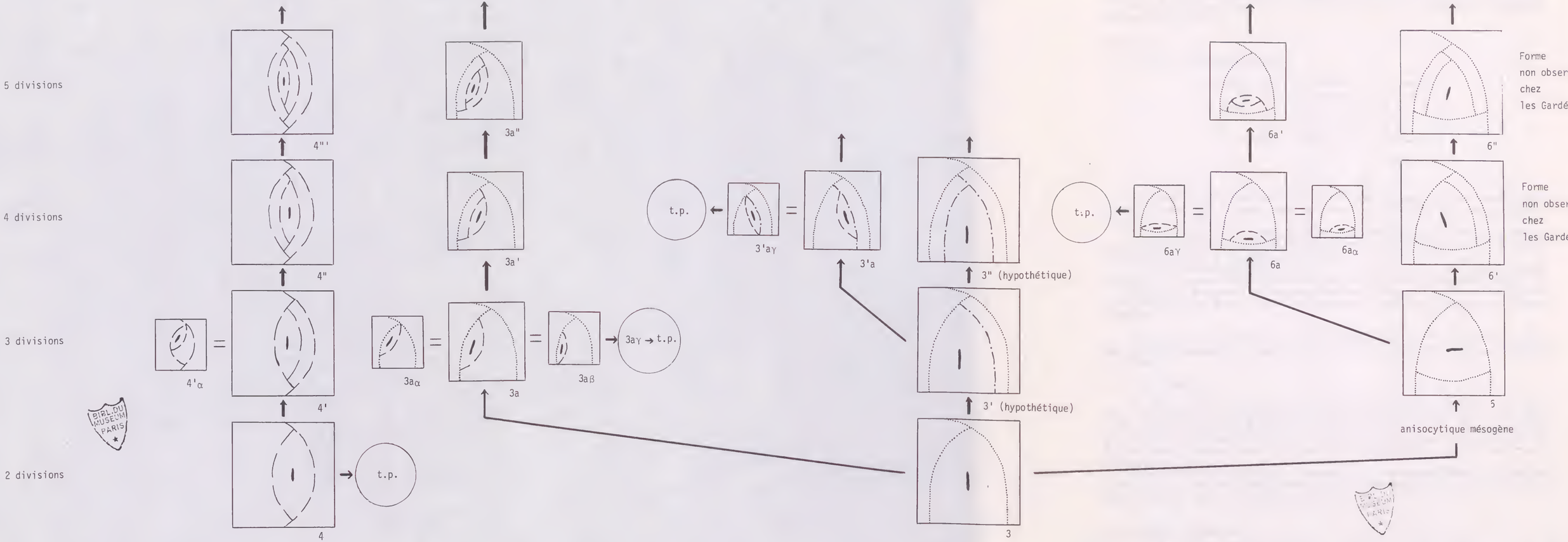
ALLELOCYTIC

PARALLELOCYTIC (PAYNE, 1970)

TABLEAU 8 - Les diverses formes stomatiques chez les Gardéniées

TRILABRATE (BAHADUR & al., 1971)

HELICOCYTIC (PAYNE, 1970)



bicytique paracytique mésogène

anisocytique méso-périgène

anisocytique mésogène

Nombre de divisions asymétriques de la cellule méristémoïde (de forme carrée sur ce tableau)

Formes principales : 4, 4', 4",... ; 3, 3',... ; 6, 6', 6",...

Formes secondaires intermédiaires : 3a, 3a', 3a",... ; 3'a,... ; 6a, 6a',...

Variantes : 4'α, 3aα, 3aβ, 3'aγ, 6aγ, 6aα

t.p. : apparence tétracytique paracytique

Les pointillés des cloisons sont en relation avec les indications données dans le TABLEAU 10

BIBL. DU MUSEUM PARIS

TABLEAU 9 - Les caractères phytodermologiques des Gardéniées - Rubiacées du Gabon
(face abaxiale du limbe foliaire adulte)

	TYPE STOMATIQUE				orientation	mode d'apparition	cellules épidermiques
	dominant	plus évolué	intermédiaires	divers			
BRENANIA							
brieyi	t.p.				O	R	O (faible)
CALOCHONE							
acuminata	4"	6a'	6a', 3a'	4'	O	M	O (faible)
redingii	4', 4"	3a"	3a', 6a, 3'aγ		O	R	P
DIDYMOSALPINX							
konguensis	4"	4", interm.	3a', 6a	4'	O	R	P
lanciloba	4"	6a'	3a', 3a	4'	O	R	P
GARDENIA							
imperialis	4"'	4"', interm.	3a", 6a'	4"	O	R	R
ternifolia	4'	4', interm.	3a, 3aα, 3aβ	4	O	M	R
vogelii	4'	4", 3a'	3a, 3aβ, 3a'	4"	O	R	R
MASSULARIA							
acuminata	4'	4'	3a	3aα	O	R	O
OXYANTHUS							
formosus	4'	4"	3a, 3aβ	4	O	R	P
gracilis	4'	4"	3a, 3aβ, 3a',4'α	4, 3	O	R	O
laxiflorus	3a'	4"	3a, 3aβ	4', 3'a	O	R	R (réseau)
pallidus	4'	4", 3a'	3a, 3a', 3'a	6, 4	O	R	P
schumannianus	4'	3a'	3a	3, 4, 6	O	R	P
setosus	4'	4"	3a, 3aβ		O	R	P
speciosus	4'	4"	3a', 3a, 6aα	4'α, 3'a	O	R	R
subpunctatus	4'	4"	3a, 3a'		O	R	P
unilocularis	4'	4"	3a, 3a', 6a, 3aα	3aβ, 4	O	M	P
POLYCORYNE							
fernandensis	4", 6a'	6a'	6a, 3a'	4'	O	M	R
PORTERANDIA							
annulata	4'	4', interm.	3a, 3aα, 3aβ	t.p.	O	R	O
castaneofulva	4'	3'a	3aα, 3aβ, 3'a	t.p.	O	R	O
cladantha	4'	3'a	3a, 3aβ, 3'a	t.p.	O	R	O
nalaensis	4'	3'a	3a, 3aβ, 3'a		O	M	O
PREUSSIODORA							
sulfurea	4"	4", 3a'	3a', 3a	4'	O	R	P
PSEUDOGARDENIA							
kalbreyeri	4"	4"	3a, 3a', 4'α	4', t.p.	O	M	P
ROTHMANNIA							
jollyana	4'	4", 3'a,3'aγ	3a, 3aβ,3'a,3'aγ		O	R	O
lateriflora	4'	4", 3a', 3'a	3a, 3a', 3'a		O	R	P
libisa	3'a	4", 3a',3'a, 6aγ	3a, 3aα, 3aβ,3a', 3'a, 6aγ	4', t.p.	O	R	P (stries)
liebrechtsiana	interm.	3a', 3'a,6aγ	3a, 3aα, 3aβ,3a', 3'a, 6aγ	4', 4, t.p.	O	R	P (stries)
longiflora	3aβ	4", 3'aγ,6aα, 6aγ	3aβ, 3'aγ, 6aα, 6aγ	4', 4", t.p.	O	R	O
lujae	4"	4", 3a'	3a'	4'	O	M	P
macrocarpa	t.p.	3'aγ	3a, 3aβ, 3'aγ		O	M	O
mayumbensis	3'a, 3a'	4", 3a', 3'a	3a, 3aβ, 3a',3'a	4', 4"	O	M	O
megalostigma	3a', 3'a	4", 3a', 3'a	3a, 3aβ, 3a',3'a	4'	O	M	O (stries)
octomera	4'	3a'	3a, 3a', 3'a	4	O	R	P
talbotii	3aβ	4'	3a, 3aβ	3, t.p.	O	R	R (stries)
whitfieldii	4, 4'	4', interm.	3a, 3aβ	t.p.	O	M	O (stries)
SCHUMANNIOPHYTON magnificum							
var. *klaineanum*	4'	4", 6a	3a, 3aα, 3aβ	t.p.	O	R	O (faible)
var. *magnificum*	4'	3a', 6aγ	3a, 3aα, 3aβ	4, t.p.	O	M	P
var. *trimerum*	4'	3a'	3a, 3aβ	3, 4, t.p.	O	R	P

Orientation :

O = pas d'orientation privilégiée des stomates.

Mode d'apparition : (selon GUYOT, 1966)

M = mélangé, existence de figures en formation parmi les stomates adultes.
R = régulier,pas de figures en formation parmi les stomates adultes.
t.p. = tétracytique paracytique

Forme des parois des cellules épidermiques :

R = rectilignes
O = ondulées
P = en forme de puzzle

si un même nombre de divisions a été nécessaire à leur réalisation (quelle que soit l'orientation de ces divisions), ce qui se trouve représenté par leur situation sur les mêmes niveaux horizontaux du TABLEAU 8.

En tenant compte de l'orientation des diverses divisions nécessaires pour obtenir une forme stomatique adulte, nous définirons des lignées stomatiques correspondant aux lignes verticales du TABLEAU 8 qui relient les types stomatiques dérivant les uns des autres. Trois lignées de formes stomatiques principales ont été envisagées pour classer d'une manière cohérente les diverses configurations stomatiques trouvées chez les Gardéniées : la lignée des stomates bicytiques paracytiques mésogènes (4, 4′, 4″ etc... types stomatiques les plus fréquents chez les Gardéniées), la lignée des stomates anisocytiques mésogènes (6, 6′, 6″ etc... figurée pour la compréhension des formes 6a, 6a′ ...) et la lignée hypothétique des stomates anisocytiques méso-périgènes (3′, 3″...) qui apparaîtrait à partir de la forme 3, lignée supplémentaire introduite pour interpréter les formes 3′a, 3′aγ.

Notre lignée 3′, 3″ etc... ne recouvre pas les types stomatiques décrits sous cette terminologie par GUYOT pour le genre *Eryngium*, 1971b.

Lignées des stomates anisocytiques mésogènes

Dans cette lignée, les fuseaux des divisions asymétriques successives présentent toujours une orientation de 120° entre eux. Les cloisons successives ainsi formées (cf. tableaux 8, 10) se disposent en spirale (type hélicocytique de PAYNE, 1970).

La cellule-mère stomatique est au contact de 3 cellules issues de la division de la cellule méristémoïde (trilabrate de BAHADUR & al., 1971).

Lignée des stomates bicytiques paracytiques mésogènes

Dans cette lignée, les fuseaux des divisions asymétriques successives présentent toujours une orientation de 180° entre eux. Les cloisons successives ainsi formées (cf. tableaux 8, 10) se disposent alternativement (type allélocytique de PAYNE, 1970) de chaque côté de la cellule-mère stomatique. Les deux cellules de garde formées aprés une division symétrique dont le fuseau présente un angle de 180° par rapport à la dernière division asymétrique, se trouveront paralléles aux cellules compagnes (type parallélocytique de PAYNE, 1970).

La cellule-mère stomatique est au contact de 2 cellules issues de la division de la cellule méristémoïde (dolabrate de BAHADUR & al., 1971).

Lignée des stomates anisocytiques méso-périgènes

Nous pensons, bien que dans le groupe qui nous a intéressée ici nous n'avons pas trouvé ces formes, qu'une lignée principale 3, 3′, 3″ etc... devrait pouvoir être envisagée, qui se formerait comme il est indiqué sur le TABLEAU 10.

Dans le type 3′ (hypothétique), le fuseau de la 3e division asymétrique présente une orientation de 120° par rapport au fuseau de la 2e division (même angle que dans la lignée des anisocytiques mésogénes), mais la 3e cloison n'est au contact qu'avec la précédente. Les cloisons successives ainsi formées (cf. tableaux 8, 10) se disposent alternativement de chaque côté de la future cellule-mère stomatique (disposition rappelant la lignée des bicytiques paracytiques mésogénes).

De même, un type 3″ pourrait être envisagé, par le même processus de formation.

Dans le cadre de notre étude, ces stomates anisocytiques méso-périgènes sont importants car ils semblent être à la base des formes secondaires intermédiaires (lignée des 3a, lignée des 3′a) et de leurs variantes.

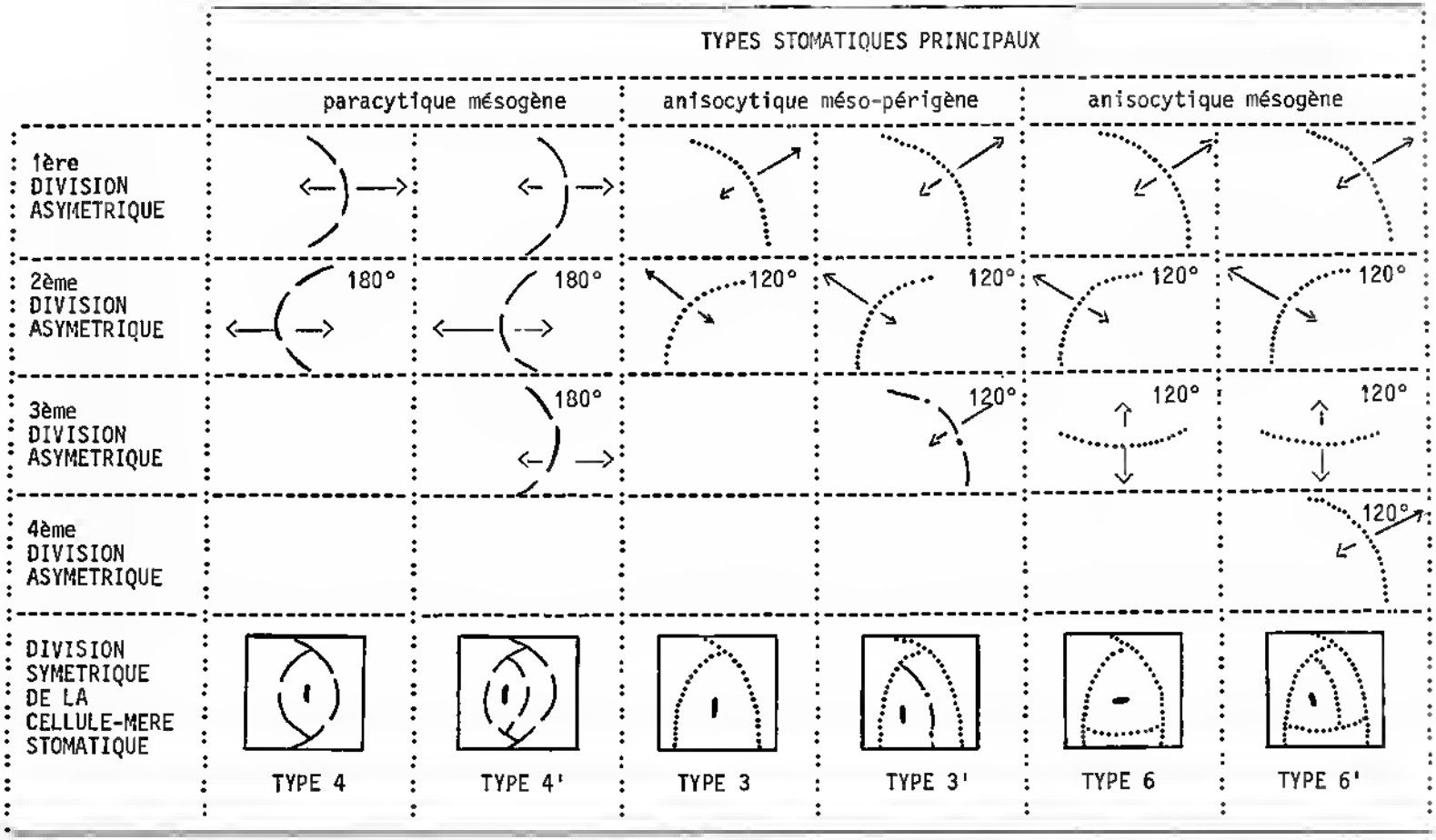
Les formes secondaires intermédiaires et leurs variantes

Elles sont nombreuses, leur mode de formation est *mixte* comme il se trouve matérialisé dans le TABLEAU 8 par les pointillés différents des cloisons nécessaires à leur obtention (pointillés en rapport avec le mode de développement des stomates décrit précédemment).

Il est important de noter que la dernière division asymétrique de chaque forme est une division paraméristique.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 10 - Modes de développement stomatique



Adapté d'après HUMBERT, 1977.

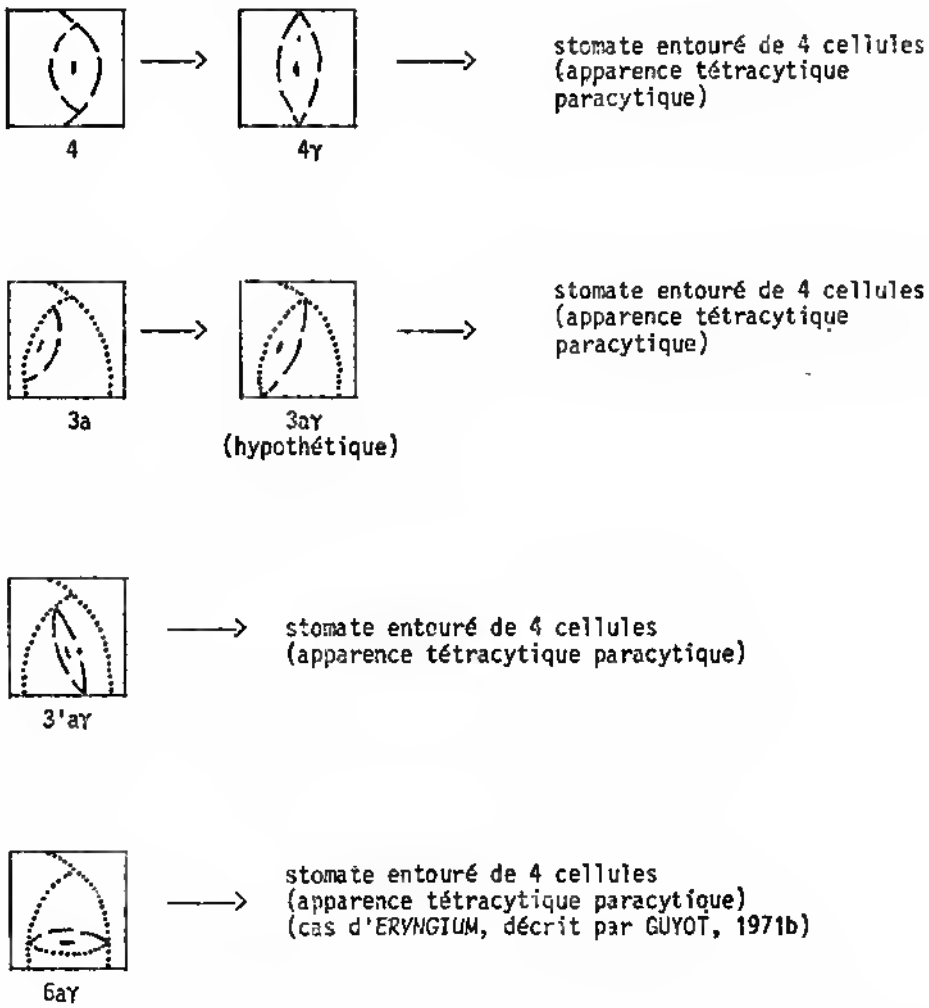
Les flèches de longueurs inégales indiquent l'orientation du fuseau des divisions asymétriques. Le nombre indiqué dans certaines cases indique l'angle formé par le fuseau de la division par rapport au fuseau de la division précédente. La nouvelle cloison, perpendiculaire au fuseau, est indiquée en pointillés différents selon son orientation.

Source : MNHN, Paris

Le type tétracytique paracytique

Il fut nommé « type 15, parameso-perigenous » dans la classification de Fryns-Claessens et Van Cotthem (1973) et « parameristic cunabulate » par Payne (1979). Nous n'avons pas fait l'étude du développement de ces stomates, nous ne pouvons donc qu'émettre des hypothèses quant à leur filiation.

A partir du schéma proposé (Tableau 8), on peut imaginer leur apparition à 4 niveaux différents, ce qui pourrait expliquer leur présence dans des espèces à niveaux évolutifs différents, comme *Schummaniophyton* et *Pseudogardenia*.



Une remarque importante peut donc être faite après cette étude des stomates des Gardéniées : dans la quasi-totalité des formes stomatiques adultes que nous avons examinées (sauf les 3 et 6 exceptionnels), la *tendance est à la réalisation d'une division paraméristique* (à 180° sur la cloison précédente) lors de la formation de la cellule-mère du stomate. Ce caractère explique sans doute pourquoi le type stomatique « rubiacé » est longtemps resté synonyme de bicytique paracytique mésogène. Dans la réalité, en prenant en compte les divisions antérieures de la cellule méristémoïde, il apparaît une grande diversité dans le type rubiacé.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

5. ÉVALUATION DU NIVEAU ÉVOLUTIF DES TAXONS ÉTUDIÉS

5.1. LES NIVEAUX ÉVOLUTIFS DES ESPÈCES A L'INTÉRIEUR DES GENRES

5.1.1. Genre *Calochone* Keay

Le genre *Calochone* comprend 2 espèces, toutes deux présentes au Gabon : *C. acuminata* et *C. redingii*.

La prise en compte des caractères macromorphologiques et palynologiques nous amène à considérer *C. redingii* à un niveau évolutif plus élevé que *C. acuminata*. La phytodermologie ne nous apporte pas de renseignements supplémentaires. Nous énumérerons ci-après les différents caractères retenus : *C. redingii* a des fleurs et des feuilles plus petites, des entrenœuds plus longs ; *C. redingii* possède une tétrade plus petite à tectum partiel réticulé à mailles plus petites et murs épais avec une tendance plus grande au tectum perforé, son ectoaperture est bordée d'une marge, les lumières du tectum devenant plus petites vers l'aperture. Les deux espèces ont, quant à la diagnose stomatique, à peu près le même niveau évolutif, mais il est à noter que la forme la plus évoluée n'est pas la même : 6a′ pour *C. acuminata* et 3″ pour *C. redingii*.

5.1.2. Genre *Gardenia* Ellis

Le genre *Gardenia* compte de très nombreuses espèces, mais seulement 3 existent au Gabon.

Nous avons réuni dans le tableau ci-dessous les caractères macromorphologiques dits « évolués » ou « primitifs » pour *G. imperialis* (IMP.), *G. ternifolia* (TER.) et *G. vogelii* (VOG.). Ces états « primitif » ou « évolué » des caractères macromorphologiques sont attribués selon les tendances évolutives indiquées par Bessey (1915), Hutchinson (1964) et F. Hallé (1966).

"évolué"	"primitif"
Ovaire uniloculaire : IMP., TER., VOG.	Grande fleur : IMP., TER., VOG.
Fleur pentamère : IMP.	Fleur pléiomère 6-7 : VOG. 8-9 : TER.
Fleurs groupées : IMP.	Fleur par 1, 2-5 : VOG. solitaire : TER.
Fruit globoïde : IMP.	Fruit ellipsoïde : VOG. fusiforme : TER.
Feuilles opposées : IMP.	Feuilles verticillées : TER., VOG.

Source : MNHN, Paris

On peut penser, d'après l'étude de ces caractéres, à un niveau évolutif croissant de *G. ternifolia* à *G. vogelii* à *G. imperialis*.

Cette interprétation semble confirmée par l'étude phytodermologique :

G. ternifolia : 4-4'
G. vogelii : 4'-4"
G. imperialis : 4"-4'".

La structure du sporoderme Pl. 4 (2) de *G. imperialis* semble, elle aussi, être indicative d'un niveau évolutif plus élevé pour cette espèce que pour les 2 autres.

5.1.3. Genre *Oxyanthus* DC.

Neuf espèces d'*Oxyanthus* sur les 10 présentes au Gabon ont pu être étudiées. Rappelons ici les traits palynologiques essentiels :

— Tétrades tétraédriques calymmées formées de 4 monades subsphériques. D varie de 47,5 µm à 69,9 µm et d de 33,5 µm à 48,9 µm. L'index de globularité D/d varie de 1,34 à 1,47 comme l'indique le tableau suivant :

D µm		d µm		D/d	
47,5	SPE.	33,5	LAX.	1,34	SCH.
48,4	LAX.	34,5	SPE.	1,37	SPE.
54,5	SCH.	39,8	GRA.	1,39	SUB.
57,7	GRA.	40,5	SCH.	1,40	PAL.
60,5	SUB.	43,5	SUB.	1,42	UNI.
62,5	PAL.	44,5	PAL.	1,44	LAX.
65,8	FOR.	45	FOR.	1,45	GRA.
68,7	SET.	46,6	SET.	1,46	FOR.
69,9	UNI.	48,9	UNI.	1,47	SET.

OXYANTHUS

FOR. = *formosus*, GRA. = *gracilis*, LAX. = *laxiflorus*
PAL. = *pallidus*, SCH. = *schumannianus*, SET. = *setosus*
SPE. = *speciosus*, SUB. = *subpunctatus*, UNI. = *unilocularis*

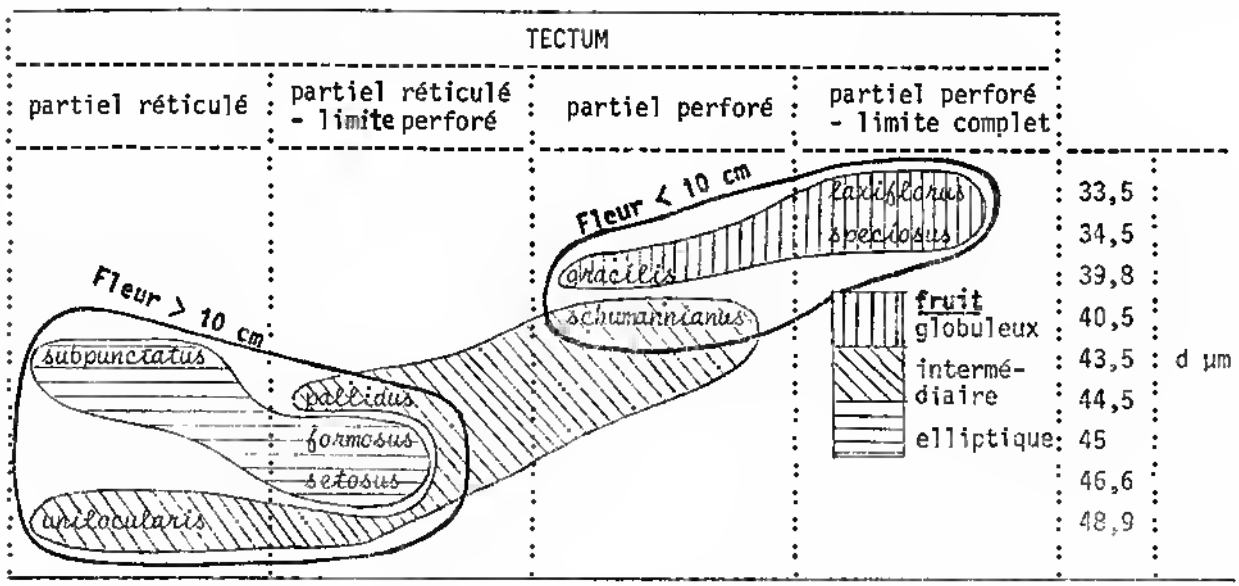
— Les apertures sont toujours opposées 2 par 2 en 6 points, situés au milieu des faces de contact des monades (Loi de Fischer). L'ectoaperture est soit un pore, soit un sillon très court et un pore. L'endoaperture est toujours circulaire, bordée d'un anneau de nexine épaissie.

Source : MNHN, Paris

— L'épaisseur de l'exine est variable d'une espèce à l'autre, de 1,75 µm pour *O. laxiflorus*, *O. pallidus* et *O. setosus* jusqu'à 5 µm pour *O. unilocularis*. L'épaisseur de l'exine est quelquefois variable sur une même tétrade, comme chez *O. gracilis*, *O. pallidus*, *O. subpunctatus* et *O. unilocularis*.
— Le tectum est généralement homogène, sauf pour *O. pallidus*.

Le genre *Oxyanthus* semble un genre homogène : toujours la même endoaperture, peu de variation dans l'ectoaperture, les seuls critères de différenciation sont la taille et l'aspect de la surface tectale.

Nous avons essayé de corréler quelques caractères macromorphologiques et palynologiques dans le tableau suivant :



Du point de vue palynologique, nous notons une relation entre la valeur de d et la nature du tectum : tendance à un tectum perforé — limite d'un tectum complet pour les valeurs de d les plus petites. Comme suite à cet essai de corrélation, nous pouvons émettre l'hypothèse que les *Oxyanthus* les plus évolués ont les caractères suivants :

d les plus faibles, tectum perforé-limite complet, fleur inférieure à 10 cm, fruit globuleux.

(Notons que les *Oxyanthus* à fleurs plus petites, pollen en tétrade assez petite, tectum perforé rugulé semblent faire la transition avec le genre *Mitriostigma* non représenté au Gabon).

Pour ce genre le type stomatique 4′ est dominant, le type 4″ le plus évolué se rencontre dans toutes les espèces, par contre le type 4 n'est visible que dans 5 espèces. Notons la présence de beaucoup de formes intermédiaires, les plus fréquentes sont : 3a et 3a′. Aucune forme d'un niveau évolutif supérieur à 4″-3a′ n'a été trouvée.

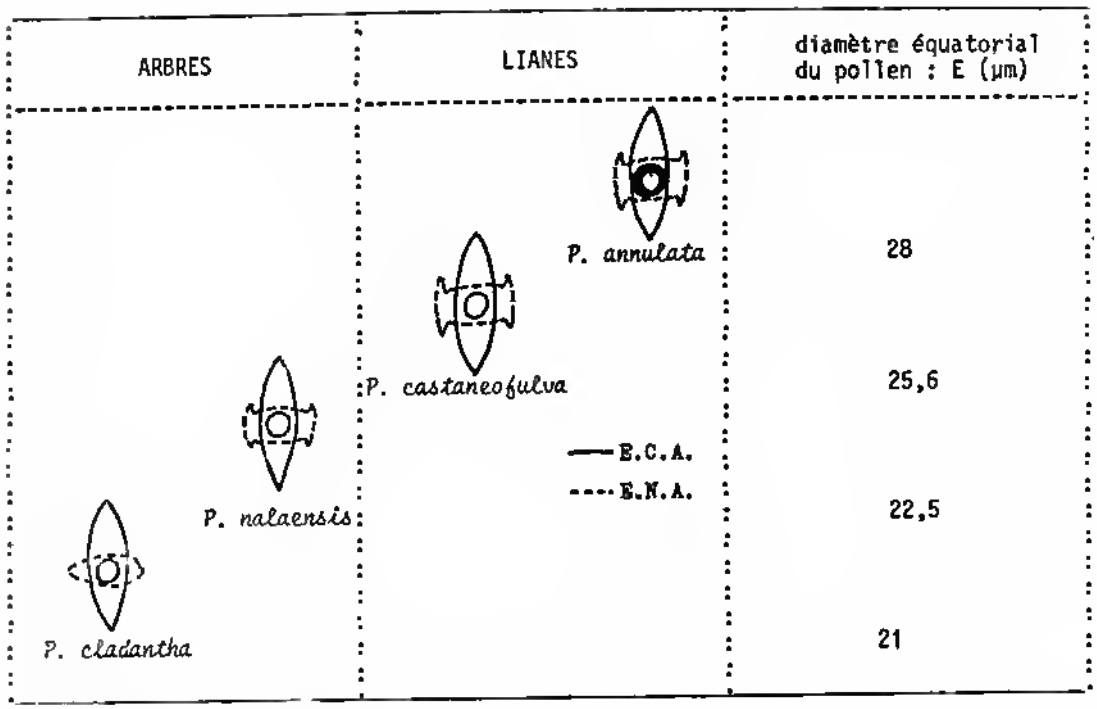
5.1.4. Genre *Porterandia* Ridley

Ce genre représenté en Asie par 9 espèces non lianescentes et en Afrique par 5 espèces dont 3 lianes compte, au Gabon, 4 espèces.

Ni les diagnoses stomatiques, ni les caractères macromorphologiques ne permettent d'attribuer des niveaux évolutifs très différents à ces *Porterandia*.

Nous avons, par le schéma suivant, indiqué quelques caractères qui pourraient contribuer à cette évaluation.

Source : MNHN, Paris



Nous remarquons que l'espèce qui a le pollen de plus grande taille et l'aperture la plus évoluée est une liane : *P. annulata*.

5.1.5. Genre *Rothmannia* Thunb.

Le genre *Rothmannia* est traité dans un chapitre suivant.

Des méthodes relativement nouvelles de taxinomie numérique sont appliquées à ce genre qui a retenu notre attention pour la particularité de présenter, chez quelques espèces, une estivation dextre rare chez les Rubiacées.

5.2. LES NIVEAUX ÉVOLUTIFS DES GENRES LES UNS PAR RAPPORT AUX AUTRES

Nos résultats (palynologie, phytodermologie) et quelques données macromorphologiques seront comparés pour essayer d'évaluer le niveau évolutif des genres les uns par rapport aux autres.

Nous envisagerons successivement les genres qui sont libérés à l'état de pollen simple (bréviaxe et longiaxe) et ceux qui sont émis sous la forme de pollen composé (tétrade et massule).

5.2.1. Bréviaxes

L'examen du tableau 5 pour les caractères palynologiques, les divers résultats de la phytodermologie et quelques données macromorphologiques amènent à émettre l'hypothèse d'un niveau évolutif croissant pour les genres : *Schumanniophyton*, *Porterandia*, *Rothmannia*, *Pseudogardenia*.

Rappelons que l'étude des pollens bréviaxes a permis de mettre en évidence 3 principales tendances évolutives concernant la taille du pollen (croissante de *Schumanniophyton* à *Pseudogardenia*), la surface tectale : tectum complet (*Schumanniophyton*) · - - → tectum partiel réticulé (*Pseudogardenia*)

Source : MNHN, Paris

et la forme de l'aperture (pollen colpororé — *Schumanniophyton* - - - → pollen pororé — *Pseudogardenia* et de nombreux intermédiaires pour *Rothmannia*).

La comparaison des formes stomatiques principales semble elle aussi indiquer un niveau évolutif croissant de *Schumanniophyton* (type 4'), *Porterandia* (type 4') à *Pseudogardenia* (type 4" plus évolué) ; à l'intérieur du genre *Rothmannia* le type stomatique varie de 4' à 4", confirmant ainsi pour ce genre un niveau évolutif intermédiaire entre *Porterandia* et *Pseudogardenia*.

Pour les caractères macromorphologiques, la tendance évolutive indiquée par la structure de l'ovaire est principalement notée :
ovaire pluriloculaire (*Schumanniophyton*) - - - → ovaire biloculaire (*Porterandia*) - - - → ovaire uniloculaire (*Rothmannia, Pseudogardenia*).

Schumanniophyton, arbuste à fût droit, est considéré pour ses nombreuses particularités comme l'un des genres les plus archaïques de toutes les Rubiacées (F. Hallé, 1962, 1966, 1970 ; N. Hallé, 1970 ; J.-F. Leroy, 1973).

Au niveau évolutif le plus élevé, *Pseudogardenia* est un genre monotypique à port lianescent, présentant une aire de répartition restreinte. Rappelons F. Hallé (1966) :« le port lianescent témoigne certainement d'une évolution vers les tribus voisines, en particulier celles des Mussaendées, où le port lianescent est généralisé ».

L'évolution parallèle de certains caractères palynologiques, phytodermologiques, macromorphologiques indicateurs de tendance évolutive a été notée et nous a conduit à attribuer un niveau évolutif croissant pour *Schumanniophyton*, *Porterandia*, *Rothmannia*, *Pseudogardenia* (Tableau 11), (ceci n'implique pas de filiation entre les genres).

5.2.2. Longiaxes

Brenania et *Didymosalpinx* sont les 2 seuls genres à avoir des pollens simples faiblement longiaxes. Nous pouvons établir le tableau comparatif suivant concernant leurs principaux caractères.

	BRENANIA	DIDYMOSALPINX
caractères macromorphologiques	grand arbre ovaire uniloculaire inflorescence tube de la corolle court (7 mm) fruit globuleux	arbuste ovaire uniloculaire fleur solitaire tube de la corolle long (60 mm) fruit fusiforme
caractères palynologiques	longiaxe, P/E = 1,15 E = 21 µm 3-4 colpororé tendance à la syncolporie tectum partiel perforé	longiaxe, P/E = 1,03 E = 24,4 µm 3 colpororé tendance à la syncolporie tectum partiel réticulé différencié
caractères phytodermologiques	tétracytique paracytique	4" (6a, 6a')

Source : MNHN, Paris

Ces caractères pourront nous être très utiles pour envisager le niveau évolutif de ces genres quand nous aurons étendu nos observations.

Dans la présente étude des espèces gabonaises, nous avons examiné une espèce de *Brenania* (une autre *B. rhomboideifolia* existe au Congo) et seul le pollen de *Didymosalpinx lanciloba* a été observé : les *Didymosalpinx konguensis* de l'Herbier du M.N.H.N. (Paris) n'ont pas de fleurs, d'autre part 2 autres espèces de *Didymosalpinx* existent en Afrique tropicale en dehors du Gabon.

5.2.3. Tétrades

Nous pouvons séparer les genres qui ont des tétrades calymmées, suivant la structure de l'ovaire (Tableau 11).

Les genres les plus « primitifs » : *Oxyanthus* et *Preussiodora* à ovaire uni-biloculaire et les genres plus « évolués » à ovaire uniloculaire : *Gardenia, Calochone, Polycoryne.* Nous donnons ci-après un tableau plus complet des différents caractères pouvant nous permettre d'évaluer le niveau évolutif des genres.

TECTUM HETEROGENE	TECTUM HOMOGENE	
POLYCORYNE D = 50 µm D/d = 1,33 tectum perforé-complet liane inflorescence fruit globoïde fleur < 10 cm 4" - 6a' *CALOCHONE* D = 65 µm D/d = 1,33 tectum réticulé-perforé liane inflorescence fruit ovoïde fleur < 10 cm 4" - 6a'	*GARDENIA* D = 50 µm D/d = 1,33 tectum perforé arbuste infl. & fl. sol. fruit glob. & ellipt. fleur > 10 cm 4" - 4" - 4'	OVAIRE UNI- LOCULAIRE
PREUSSIODORA D = 65 µm D/d = 1,42 tectum réticulé-réticulé arbuste inflorescence fruit ellip. fleur < 10 cm 4" - 4'	*O. schumannianus* (liane) D = 55 µm D/d = 1,34 tectum perforé-rugulé fruit glob. fleur < 10 cm *OXYANTHUS* arbuste inflorescence 4" - 4' *O. unilocularis* D = 70 µm D/d = 1,42 tectum réticulé fruit ellip. fleur > 10 cm	OVAIRE UNI - BI - LOCULAIRE

Ces genres présentent des caractères qui évoluent parallèlement :

arbuste - - - → liane

Source : MNHN, Paris

Polycoryne et *Calochone* sont lianescents, notons aussi qu'*Oxyanthus schumannianus* est aussi une liane et que nous le trouvons dans le groupe des *Oxyanthus* les plus évolués :

fruit ellipsoïde - - - - → fruit globoïde
fleur > 10 cm- - - - → fleur < 10 cm.

Ces caractères déjà relevés à l'échelle du genre *Oxyanthus* semblent correspondre à une tendance évolutive pour ce groupe.

Pour le pollen, nous notons une diminution du diamètre D et un tectum qui évolue de partiel réticulé, partiel perforé à complet.

Parallèlement à ces caractères macromorphologiques et palynologiques, les résultats de l'analyse phytodermologique mettent en évidence des formes moins évoluées 4″-4′ dans les genres à ovaire uni-biloculaire et des formes plus évoluées 4″-6a′ pour les genres *Polycoryne* et *Calochone*.

Le genre *Gardenia* n'est étudié ici que pour ses 3 espèces gabonaises, il sera intéressant d'étendre nos observations à tout le genre.

La même remarque que pour les bréviaxes peut être faite ici : par notre étude palynologique, phytodermologique et par quelques données de macromorphologie nous pensons pouvoir attribuer à un genre donné un niveau plus ou moins « évolué » par rapport à un autre genre, mais nous ne pouvons en aucun cas en déduire une filiation entre les genres.

5.2.4. Massule

Les caractères macromorphologiques, palynologiques et phytodermologiques susceptibles d'apporter quelques indications sur le niveau évolutif du genre seront successivement examinés :

Macromorphologie

— arbuste à tronc orthotrope (caractère « primitif »),
— ovaire biloculaire (niveau évolutif moyen).

Palynologie

Le pollen composé de *Massularia* est une massule porée acalymmée.

Phytodermologie

Le type stomatique prédominant le plus évolué est la forme 4′ (niveau évolutif faible). Nous notons aussi le peu de formes intermédiaires dans cette espèce.

Massularia nous semble être une fin de phylum (seule massule des Rubiacées, très peu de formes stomatiques intermédiaires), s'étant « arrêté » à un niveau évolutif moyen, comparativement aux autres genres étudiés (ovaire biloculaire, massule acalymmée, type stomatique 4′). Ceci paraît confirmé par le fait que le genre *Massularia* est un genre monotypique confiné en Afrique tropicale de l'Ouest.

Le Tableau 11 indique la position relative donnée aux 12 genres de Gardéniées observés, à la suite des études palynologique et phytodermologique de ces taxons.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM PARIS

TABLEAU 11 - POSITION RELATIVE DES GENRES - TABLEAU RECAPITULATIF -

POLLEN SIMPLE		TETRADE calymmée		MASSULE acalymmée	
bréviaxe	longiaxe				
PSEUDOGARDENIA bréviaxe pororé Fl. solitaire liane 4" *ROTHMANNIA* bréviaxe colpororé Fl. sol. - infl. 4" - 4'	*DIDYMOSALPINX* longiaxe colpororé Fl. solitaire 4" *BRENANIA* longiaxe colpororé infl. multi. Fl. t.p.	*POLYCORYNE* infl. multi. Fl. liane 4" - 6a' *CALOCHONE* infl. multi. Fl. liane 4" - 6a' - 3a"	*GARDENIA* *imperialis* : infl. (1-3 Fl.) 4"' - 4" *vogelii* : infl. (1-5 Fl.) 4" - 4' *ternifolia* : Fl. solitaire 4' - 4		OVAIRE UNILOCULAIRE
		PREUSSIODORA infl. (3-5 Fl.) 4" - 4'	*OXYANTHUS* infl. multi. Fl. 4" - 4'		OVAIRE UNI- BILOCULAIRE
PORTERANDIA bréviaxe colpororé infl. multi. Fl. liane (2 esp.) 4'				*MASSULARIA* infl. multi. Fl. 4'	OVAIRE BILOCULAIRE
SCHUMANNIOPHYTON bréviaxe colpororé infl. multi. Fl. 4'					OVAIRE PLURILOCULAIRE (2-5 loges)

Source : MNHN, Paris

6. ESSAIS D'ANALYSES NUMÉRIQUES : LE GENRE ROTHMANNIA Thunb.

Le genre *Rothmannia* au Gabon a fait l'objet d'une révision systématique par N. Hallé (1970). Nous apportons ici une étude palynologique complémentaire.

Nous envisagerons d'abord les données taxinomiques au niveau des caractères macromorphologiques et des caractères palynologiques. Nous noterons ensuite les apports des méthodes numériques phénétique et cladistique. Comme dans la plupart des disciplines où une grande masse de données doit être traitée, l'utilisation de méthodes numériques à des fins taxinomiques et cladistiques n'a pu se développer, de pair avec les ordinateurs, que depuis les années 60. Ces méthodes reposent sur des algorithmes de calcul simples. Cependant, le nombre d'opérations à effectuer croissant très vite avec le nombre de caractères et de taxons, on est conduit à confier cette tâche à des moyens de calcul automatique. En principe, le même travail peut parfaitement être réalisé « à la main » comme dans ce mémoire. Bien que ce choix implique des calculs répétitifs et fastidieux, il permet :

— de mieux saisir la structure d'algorithmes auxquels on ne remonte que rarement si l'on utilise des programmes de routine déjà rédigés,
— d'être appliqué lorsque les ordinateurs font défaut.

6.1. RAPPEL DES DONNÉES TAXINOMIQUES

6.1.1. Caractères macromorphologiques

Nous ne reproduirons pas ici les 2 clés proposées par N. Hallé (Flore du Gabon, 1970, 17 (2) : 229-231), l'une prenant comme premier caractère le sens de recouvrement des lobes de la corolle, l'autre la forme du fruit. (Les échantillons récoltés sont en fleurs ou en fruits selon leur état de maturité, c'est pourquoi *une seule clé* de détermination était insuffisante dans le but pratique qui est celui d'une flore).

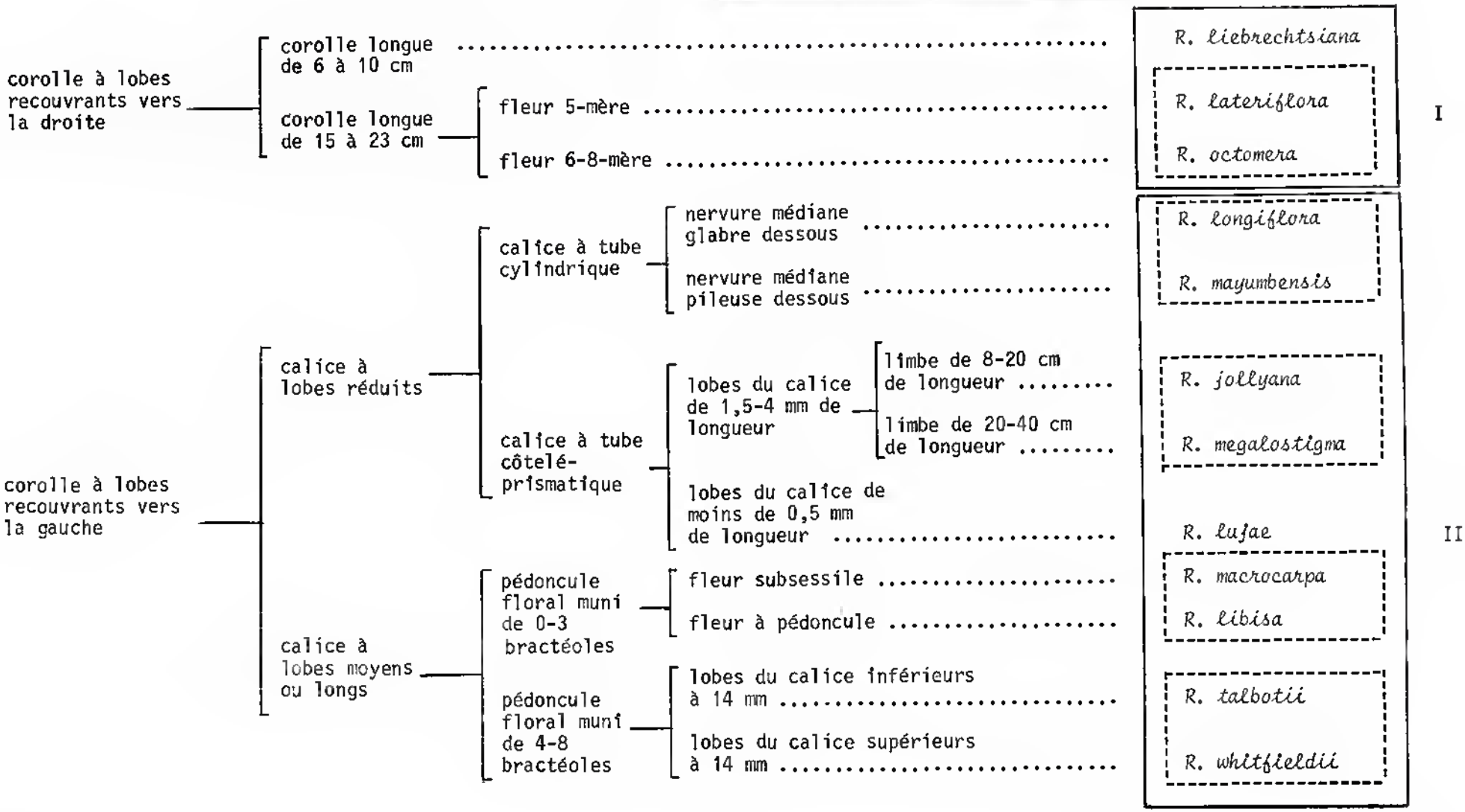
Plus schématiquement, nous rappelons les caractères macromorphologiques dans les Tableaux 12 et 13.

La *clé des espèces d'après les fleurs* fait ressortir 2 groupes : groupe I (lobes recouvrants vers la droite) composé de *R. liebrechtsiana*, *R. lateriflora*, *R. octomera* et un groupe II (lobes recouvrants vers la gauche) composé de *R. longiflora*, *R. mayumbensis*, *R. jollyana*, *R. megalostigma*, *R. lujae*, *R. macrocarpa*, *R. libisa*, *R. talbotii*, *R. whitfieldii*. Un sous-groupe est mis en évidence dans le groupe I : (*R. lateriflora*, *R. octomera*) et 4 sous-groupes dans le groupe II : (*R. longiflora*, *R. mayumbensis*) ; (*R. jollyana*, *R. megalostigma*) ; (*R. macrocarpa*, *R. libisa*) ; (*R. talbotii*, *R. whitfieldii*). Cette clé laisse *R. liebrechtsiana* et *R. lujae* isolés dans chacun des groupes.

La *clé des espèces d'après les fruits* fait aussi ressortir 2 groupes : groupe I (fruits globoïdes ou subgloboïdes) composé de *R. longiflora*, *R. mayumbensis*, *R. jollyana*, *R. whitfieldii*, *R. leibrechtsiana* et un groupe II (fruits ellipsoïdes ou oblongs) composé de *R. megalostigma*, *R. lujae*, *R. libisa*, *R. tal-*

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 12 - *RÓTHMANNIA* : clé des espèces d'après les fleurs



Source : MNHN, Paris

TABLEAU 13 - *ROTHMANNIA* : clé des espèces d'après les fruits

BIBL. DU MUSEUM PARIS

- fruits globoïdes ou subglobuloïdes
  - fruits globoïdes
    - diamètre de 4-5 cm
      - limbe chartacé
        - médiane glabre dessous ..... *R. longiflora*
        - médiane pileuse dessous ..... *R. mayumbensis*
      - limbe mince ..... *R. jollyana*
    - diamètre de 5-7 cm ..... *R. whitfieldii*
  - fruits subglobuloïdes ..... *R. liebrechtsiana*

I

- fruits ellipsoïdes ou oblongs
  - fruits ellipsoïdes
    - fruits 5-costés
      - tube calycinal saillant ..... *R. megalostigma*
      - tube calycinal non saillant ..... *R. lujae*
    - fruits + circulaires en coupe
      - paroi mince
        - feuilles minces ..... *R. libisa*
        - feuilles coriaces ... *R. talbotii*
      - paroi épaisse ..... *R. macrocarpa*
  - fruits oblongs
    - fruit 5-costé-sulqué ..... *R. lateriflora*
    - fruit circulaire en coupe ..... *R. octomera*

II

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 14 - GENRE *ROTHMANNIA* : données palynologiques

ESPECES		CARACTERES (microscopie photonique)								CARACTERES (microscopie électronique à balayage)						
		P µm	E µm	P/E	L sill. µm	L/P	l sill. µm	pore µm	Exine µm	Tectum	Réseau	Lumières polygonales	Columelles nombreuses dans le sillon	ENA	Anneau net en vue interne	Illustration
R. jollyana	JOL	29,1	31,3	0,929	21,1	0,725	1,5	4,3 x 1,85	1,9	Hom.	L.	non	non	E	non	Pl. 10 (9-12)
R. lateriflora	LAT	31,5	33,4	0,943	13,66	0,434	1,11	3,56 x 2,5	1,94	Hom.	T.L.	oui	non	E	non	Pl. 10 (5-8)
R. libisa	LIB	29,90	32,54	0,919	21,5	0,719	2,6	5,1 x 3	2	Hét.	L.	non	non	E	oui	Pl. 10 (1-4)
R. liebrechstsiana	LIE	27,25	31	0,879	8,5	0,31	2,75	3,85 x 2,85	1	Hom.	T.L.	oui	non	C	oui	Pl. 11 (9-12)
R. longiflora	LON	33,15	34,05	0,973	22,55	0,680	2,22	5,4 x 2,2	1,83	Hom.	L.	non	non	E	oui	Pl. 11 (5-8)
R. lujae	LUJ	22,1	24,7	0,895	18,33	0,829	2,42	3,5 x 2,42	1,37	Hom.	O.	non	oui	F	oui	Pl. 11 (1-4)
R. macrocarpa	MAC	30,15	30,9	0,976	21,66	0,718	2,07	6,14 x 2,07	2	Hét.	L.	non	non	F	non	Pl. 12 (9-12)
R. mayumbensis	MAY	26	26,05	0,998	17,1	0,658	1,2	2,75 x 1,75	1,75	Hom.	L.	non	non	F	oui	Pl. 12 (5-8)
R. megalostigma	MEG	30,45	28,82	1,056	16,75	0,550	1	3,4 x 1,7	1,72	Hom.	L.	non	oui	E	non	Pl. 12 (1-4)
R. octomera	OCT	32,5	35,94	0,904	7,2	0,22	2,1	6 x 2,35	1,86	Hom.	T.L.	oui	non	E	oui	Pl. 13 (9-12)
R. talbotii	TAL	38,9	41,2	0,944	28,9	0,743	2,3	5,33 x 2,33	2,5	Hét.	L.	non	non	F	oui	Pl. 13 (5-8)
R. whitfieldii	WHI	37,6	38,9	0,966	28,22	0,750	3,05	7,16 x 4,5	2,9	Hét.	T.L.	non	non	F	oui	Pl. 13 (1-4)

P = longueur de l'axe polaire
E = longueur du diamètre équatorial
L sill. = longueur du sillon
l sill. = largeur maximum du sillon
Les valeurs indiquées sont les moyennes de 20 mesures

Tectum : Hom. = homogène
Hét. = hétérogène
Réseau : T.L. = très lâche
L. = lâche
D. = dense
ENA = endoaperture :
C = circulaire
E = elliptique
F = en francisque

Source : MNHN, Paris

botii, *R. macrocarpa*, *R. lateriflora*, *R. octomera*. Notons ici aussi la présence d'un sous-groupe dans le groupe 1 : (*R. longiflora*, *R. mayumbensis*) et 3 sous-groupes dans le groupe 11 : (*R. megalostigma*, *R. lujae*) ; (*R. libisa*, *R. talbotii*) et (*R. lateriflora*, *R. octomera*). Cette clé laisse 4 espèces isolées : *R. jollyana*, *R. whitfieldii*, *R. liebrechtsiana* et *R. macrocarpa*.

Nous remarquons 2 sous-groupes communs dans ces 2 clés : « *R. lateriflora*, *R. octomera* » et « *R. longiflora*, *R. mayumbensis* ».

6.1.2. Caractères palynologiques

Les pollens que nous avons étudiés ont été prélevés sur les échantillons cités par N. Hallé dans la Flore du Gabon (Tableau 2).

Toutes les mesures en microscopie photonique ont été effectuées 1 mois 1/2 après le montage des pollens acétolysés, pour rendre les préparations comparables en évitant l'augmentation de taille au cours du temps (Reitsma, 1969) ; d'autre part pour les observations au M.E.B., les pollens ont tous été préparés de manière semblable.

Observation en microscopie photonique

• Pollen isopolaire : symétrie radiale d'ordre 3 le plus souvent, rarement 4 chez *R. mayumbensis* et *R. liebrechtsiana*, ou 2 chez *R. liebrechtsiana* ; subcirculaire en coupe optique équatoriale, seul *R. lujae* est subtriangulaire. Valeur moyenne de P variable de 22,1 µm à 38,9 µm. Valeur moyenne de E variable de 24,7 µm à 41,2 µm. P/E variable de 0,879 à 1, 056.

• Apertures : pollen colpororé (« colpororate » sensu Blackmore, 1982).

Ectoaperture : composée, comprenant un sillon méridien (= amincissement de l'ectexine) très court à très long, fusiforme ; le rapport longueur du sillon sur longueur de l'axe polaire L/P varie de 0,22 à 0,82 (il est à noter que ce rapport ne peut être qu'indicatif) ; L mesurée en vue méridienne, sillon de face, est seulement une valeur approximative à cause de la courbure du pollen et un pore circulaire équatorial (= absence d'ectexine) entouré ou non d'un anneau de sole épaissie (à vérifier au M.E.T. la nature ectexinique de cet anneau).

Endoaperture : circulaire, elliptique à très typiquement en francisque, allongée dans le sens équatorial (= perpendiculairement au sillon).

• Exine : d'épaisseur constante sur tout le grain en dehors des zones aperturales. L'épaisseur de l'exine mesurée en coupe optique équatoriale varie de 1 µm à 2,9 µm.

Observation en microscopie électronique a balayage

Le tectum est partiel, soit homogène sur tout le grain en dehors des zones aperturales, soit hétérogène avec des zones polaires à tectum différent des zones interaperturales. Il est généralement réticulé, les lumières des mailles sont de tailles et de formes variables. Dans certaines espèces, présence de columelles libres visibles dans les lumières. Seul, *R. lujae* a un tectum perforé rugulé.

En considérant l'ordre décroissant de la taille des lumières mesurées au M.E.B. (× 10 000), on peut qualifier les espèces de la manière suivante :

(Les espèces sont désignées de manière abrégée par leurs trois premières lettres.)

espèces à réseau très lâche (tectum partiel) : WHI, OCT, LAT, LIE ;
espèces à réseau lâche (tectum partiel) : MEG, MAC, TAL, JOL, LIB, MAY, LON ;
espèce à réseau dense (tectum partiel perforé rugulé) : LUJ.

3 espèces ont des lumières de forme polygonale nette : LAT, LIE, OCT.

Les columelles sont le plus souvent cylindriques, quelquefois coniques. Dans ce cas, elles sont visibles dans les lumières observées de face.

L'endexine est plus ou moins granuleuse suivant les espèces.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU DES DONNÉES PALYNOLOGIQUES : TABLEAU 14

CLÉ DES ESPÈCES D'APRÈS LES POLLENS DU GENRE *Rothmannia*

1. Exine < 2 µm, tectum partiel homogène.
  2. Tectum réticulé.
    3. Lumières polygonales.
      4. Sillon moyen, pas d'anneau, ENA elliptique..... *R. lateriflora*
      4'. Sillon court (inférieur au 1/3 de la longueur de l'axe polaire).
        5. Présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA elliptique..... *R. octomera*
        5'. Présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA circulaire..... *R. liebrechtsiana*
    3'. Lumières non polygonales.
      6. Sillon moyen.
        7. Pas d'anneau, ENA elliptique..... *R. megalostigma*
        7'. Présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA en forme de francisque..... *R. mayumbensis*
      6'. Sillon long (supérieur aux 2/3 de la longueur de l'axe polaire).
        8. Présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA elliptique..... *R. longiflora*
        8'. Pas d'anneau, ENA elliptique..... *R. jollyana*
  2'. Tectum perforé, sillon long, présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA en forme de francisque..... *R. lujae*
1'. Exine ⩾ 2 µm, tectum partiel hétérogène.
      9. Exine = 2 µm.
        10. Présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA elliptique.... *R. libisa*
        10'. Pas d'anneau, ENA en forme de francisque..... *R. macrocarpa*
      9'. Exine > 2 µm, présence d'un anneau de nexine autour du pore, ENA en forme de francisque.
        11. Tectum lâche..... *R. talbotii*
        11'. Tectum très lâche..... *R. whitfieldii*

6.1.3. REMARQUES SUR LES RELATIONS ENTRE LES DONNÉES MACROMORPHOLOGIQUES ET PALYNOLOGIQUES

La clé des espèces d'après les fleurs isole un groupe formé de 3 espèces LIE, LAT, OCT. Nous constatons que ces 3 espèces sont regroupées dans la clé des espèces d'après les pollens (exine < 2 µm, tectum homogène réticulé, lumières polygonales).

L'espèce *R. lujae* est isolée dans la clé des espèces d'après les fleurs comme dans la clé des espèces d'après les pollens.

Deux groupements identiques dans la clé des espèces d'après les fleurs et la clé des espèces d'après les pollens : LIB-MAC et TAL-WHI sont aussi remarqués.

Il est à noter qu'aucun rapprochement ne peut être fait entre la clé des espèces d'après les fruits et la clé des espèces d'après les pollens.

6.2. TRAITEMENT NUMÉRIQUE DES DONNÉES : ANALYSE PHÉNÉTIQUE

A notre connaissance, la seule analyse numérique des similitudes phénétiques pour les Rubiacées a été effectuée par PORTO & MARIATH (1975) pour le genre *Relbunium* à Rio Grande do Sul (8 U.T.O., 41 caractères).

Source : MNHN, Paris

But

Rechercher les *ressemblances* en tenant compte d'un maximum de caractères phénotypiques conformément aux idées d'Adanson (1763), regrouper les U.T.O. (Unité Taxinomique Opérationnelle définie par Sokal et Sneath, 1963) à partir d'une estimation mathématique de leur ressemblance.

La présente étude se propose de regrouper selon leurs affinités respectives les 12 unités infragénériques considérées comme appartenant au genre *Rothmannia* (= 12 U.T.O.) à partir de données macromorphologiques et palynologiques.

Les différentes étapes

Après avoir établi une *matrice des données* (U.T.O. disposées en colonnes, caractères en lignes), calculé la similitude entre les U.T.O. prises 2 à 2 à l'aide d'un coefficient de similitude (ici Ssm coefficient de concordance simple de Sokal et Michener), les résultats pourront être donnés sous forme d'une matrice de similitude.

Le regroupement des U.T.O. sera ensuite visualisé par une *matrice d'ombrage différentiel*. Les lignes et les colonnes sont permutées de manière à regrouper les coefficients les plus forts (= les ombrages les plus denses) le plus près de la diagonale. Une demi-matrice (triangle) suffit à la représentation (symétrie des coefficients par rapport à la diagonale).

Ces opérations seront effectuées successivement avec les caractères macromorphologiques, les caractères palynologiques et enfin avec l'ensemble des caractères macromorphologiques et palynologiques.

Un autre mode de visualisation peut être utilisé : le *phénogramme*. Dans ce travail, un seul exemple de phénogramme est présenté, seules les données macromorphologiques sont prises en compte. Nous avons utilisé l'ordinateur du C.E.G.E.T. (C.N.R.S., Talence), mais on peut tout aussi bien procéder manuellement (Hul Thol et Hideux, 1977).

6.2.1. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères macromorphologiques

- Matrice des données macromorphologiques pouvant servir de clé de détermination à accès multiples sans hiérarchisation *a priori* des caractères (= polyclave).

Les Unités Taxinomiques Opérationnelles (U.T.O. en colonnes) :

JOL = *R. jollyana* N. Hallé
LAT = *R. lateriflora* (K. Schum.) Keay
LIB = *R. libisa* N. Hallé
LIE = *R. liebrechtsiana* (De Wild. & Dur.) Keay
LON = *R. longiflora* Salisb.
LUJ = *R. lujae* (De Wild.) Keay
MAC = *R. macrocarpa* (Hiern) Keay
MAY = *R. mayumbensis* (Good) Keay
MEG = *R. megalostigma* (Wernh.) Keay
OCT = *R. octomera* (Hook.) Fagerl.
TAL = *R. talbotii* (Wernh.) Keay
WHI = *R. whitfieldii* (Lindl.) Dandy.

Les caractères macromorphologiques (en lignes) :

M01 = corolle à lobes recouvrants vers la gauche
M02 = fleur solitaire

Source : MNHN, Paris

	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL	WHI
M01	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
M02	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M03	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-
M04	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
M05	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
M06	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
M07	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+
M08	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-
M09	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
M10	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+
M11	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-
M12	-	-	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-
M13	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-
M14	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+
M15	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+
M16	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+
M17	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	-
M18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
M19	-	-	+	-	+	-	+	-	-	+	-	+
M20	+	+	-	+	-	+	-	+	+	-	+	+
M21	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
M22	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+
M23	+	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-
M24	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	+
M25	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-

Matrice des données macromorphologiques (25 caractères)
(= clé de détermination à accès multiples) .

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

M03 = fleurs groupées
M04 = fleur 5-mère
M05 = fleur sessile ou subsessile
M06 = longueur moyenne de la corolle 0-10 cm
M07 = longueur moyenne de la corolle 10-20 cm
M08 = longueur moyenne de la corolle 20-30 cm
M09 = corolle pubescente extérieurement
M10 = calice pubescent extérieurement
M11 = longueur du calice $<$ 1/10 de la corolle
M12 = longueur des lobes du calice $<$ 1/3 de la longueur du calice
M13 = longueur des lobes du calice compris entre 1/3 et 2/3 de la longueur du calice
M14 = longueur des lobes du calice $>$ 2/3 de la longueur du calice
M15 = calice à tube prismatique
M16 = rapport diamètre du fruit sur longueur = 1 (fruit globoïde)
M17 = rapport diamètre du fruit sur longueur compris entre 1 et 1/3
M18 = rapport diamètre du fruit sur longueur $<$ 1/3
M19 = fruit circulaire en coupe
M20 = fruit costé ou faiblement costé à sec
M21 = limbe calycinal persistant
M22 = feuille de longueur $\geqslant$ 15 cm
M23 = largeur de la feuille $\geqslant$ 7,5 cm
M24 = feuille à plus de 10 paires de nervures secondaires (en moyenne)
M25 = présence de domatie.

Les caractères de la fleur ont été notés de M01 à M15 ;
Les caractères du fruit ont été notés de M16 à M21 ;
Les caractères de la feuille ont été notés de M22 à M25.

Tous les caractères utilisés (quantitatifs et qualitatifs) ont été codés en binaire. La présence du caractère est notée + ; son absence est notée —. Ce codage a souvent impliqué un groupement des caractères qui introduit un élément subjectif. Le binaire facilite les comparaisons quand les données sont traitées « à la main ». Les différents modes de codage et les problèmes qu'ils posent ont largement été discutés par Hideux et Mahé, 1977 et Hideux, 1977.

○ Triangle d'ombrage différentiel

Matrice regroupant les coefficients de similitude de concordance simple des U.T.O. prises 2 à 2, pour les 25 caractères macromorphologiques :

Le coefficient de similitude choisi est celui de Sokal et Michener $S_{SM} = \frac{m}{m + u}$; u = nombre de discordances ; m = nombre de concordances positives et négatives.

Une étude comparative de l'utilisation de divers coefficients de similitude est donnée par Hideux, 1977.

Quelques remarques sur cette matrice :

Sur l'ensemble de la matrice nous notons que : la somme des valeurs des Ssm de *R. octomera* est la plus faible (616), tandis que celle de *R. talbotii* est la plus élevée (824).
R. octomera 616 ; coefficient de similitude le plus fort avec WH1 = 68.
R. liebrechtsiana 704 ; coefficient de similitude le plus fort avec LAT = 80.
R. longiflora 728 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAY = 80.
R. lateriflora 744 ; coefficient de similitude le plus fort avec L1E = 80.

Source : MNHN, Paris

R. libisa 744 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG et MAC = 80.
R. lujae 752 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG = 80.
R. jollyana 768 ; coefficient de similitude le plus fort avec TAL et LON = 72.
R. mayumbensis 768 ; coefficient de similitude le plus fort avec LON = 80.
R. whitfieldii 768 ; coefficient de similitude le plus fort avec OCT et LIB = 68.
R. macrocarpa 776 ; coefficient de similitude le plus fort avec LIB = 80.
R. megalostigma 784 ; coefficient de similitude le plus fort avec LON = 80.
R. talbotii 824 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG et MAC = 76

	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL	WHI
JOL	100											
LAT	64	100										
LIB	44	48	100									
LIE	60	80	44	100								
LON	72	52	48	40	100							
LUJ	64	60	56	56	68	100						
MAC	56	60	80	56	52	52	100					
MAY	68	56	52	52	80	64	56	100				
MEG	56	52	80	48	52	76	76	72	100			
OCT	44	48	60	44	48	32	56	36	40	100		
TAL	72	68	64	72	52	68	76	72	76	40	100	
WHI	68	56	68	52	64	56	56	60	56	68	64	100

demi-matrice de similitude

Matrice des ombrages différentiels (voir p 60.)

○ Résultats taxinomiques

Comparaison des clés et de la matrice.

Soulignons qu'une clé taxinomique et une matrice de similitude ne relèvent pas d'une démarche identique : une clé, faite dans un but pratique de détermination des taxons, ne recherche pas les affinités phénétiques (procédé analytique basé sur un choix de 2 propositions contradictoires) ; par contre, la matrice essaie de regrouper les phénons les plus similaires.

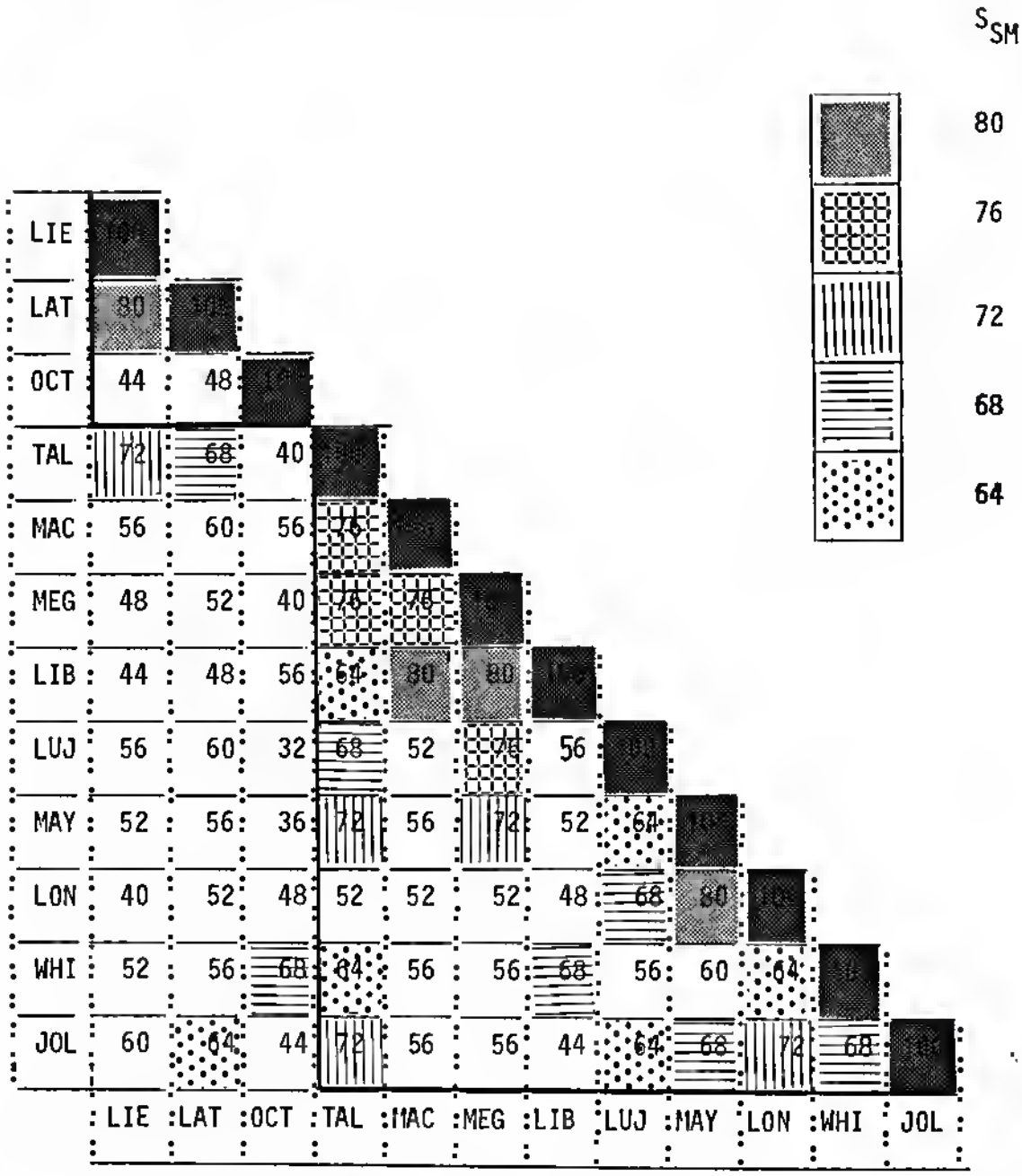
Source : MNHN, Paris

Affinités des espèces décrites par N. Hallé :

Le coefficient Ssm confirme l'affinité de l'espèce *R. libisa* avec *R. macrocarpa* (LIB-MAC = 80) ; confirmation aussi de la ressemblance de *R. jollyana* avec *R. longiflora* (JOL-LON = 72). Notons en plus les rapprochements suivants : LIB-MEG = 80 et JOL-TAL = 72.

La matrice des triangles d'ombrage différentiel fait apparaître l'ordre suivant des taxons : LIE, LAT, OCT, TAL, MAC, MEG, LIB, LUJ, MAY, LON, WHI, JOL.

Deux groupes de taxons sont révélés par 2 triangles de similitude :



Source : MNHN, Paris

groupe 1 : LIE, LAT, OCT.
groupe 2 : TAL, MAC, MEG, LIB, LUJ, MAY, LON, WHI, JOL.

Les 2 groupes principaux : *Rothmannia* à lobes de la corolle recouvrants vers la droite et *Rothmannia* à lobes de la corolle recouvrants vers la gauche séparés par N. Hallé se retrouvent ici par la méthode d'analyse numérique (respectivement groupe 1 et groupe 2).

Rothmannia octomera (OCT) est isolé dans le groupe 1.

La matrice fait aussi apparaître à l'intérieur du groupe 2, 2 sous-groupes :

1er sous-groupe : TAL, MAC, MEG, LIB, LUJ.
2e sous-groupe : MAY, LON, WHI, JOL.

Taxons groupés par les clés	Coefficient de similitude dans la matrice
LAT-OCT (clé fleur + clé fruit)	48
LON-MAY (clé fleur + clé fruit)	80
JOL-MEG (clé fleur)	56
MAC-LIB (clé fleur)	80
TAL-WHI (clé fleur)	64
MEG-LUJ (clé fruit)	76
LIB-TAL (clé fruit)	64

Les 2 sous-groupes ainsi visualisés regroupent les espèces à fruit globoïde ou subgloboïde (1er sous-groupe) et les espèces à fruit ellipsoïde ou oblong (2e sous-groupe) de l'étude systématique classique.

Cette matrice confirme donc la *valeur diagnostique* des caractères avancés par N. Hallé pour la détermination des espèces.

o Phénogramme obtenu par le système I.G.P. (C.E.G.E.T. du C.N.R.S., Talence)

A l'aide du système I.G.P. (système interactif graphique appliqué aux données palynologiques), nous avons obtenu une classification ascendante hiérarchique (C.A.H.) des U.T.O.

Principe de la C.A.H. appliqué à la recherche des ressemblances entre U.T.O.

Soit l'ensemble des espèces du genre *Rothmannia* à classer ; on construit la C.A.H. à partir de l'ensemble des caractères mis en correspondance selon le processus itératif suivant :

— Recherche des 2 U.T.O. les plus proches : il faut pour cela avoir au préalable défini une *distance* sur l'ensemble du genre, le CHI-2 est employé.

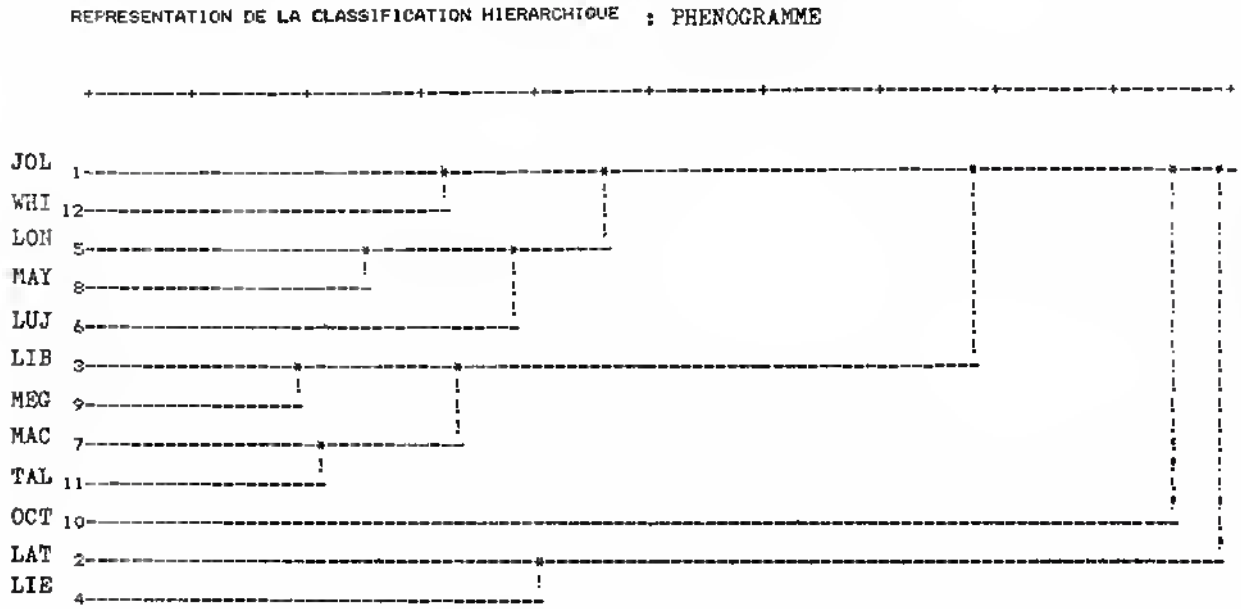
— Agrégation de ces 2 U.T.O. pour former une *classe*.

— Calcul de la distance entre cette nouvelle classe et les U.T.O. du genre restant à classer : le choix de cette distance implique l'utilisation d'un *critère d'agrégation* puisqu'à l'étape suivante, on agrégera les 2 U.T.O. (ou classes) les plus proches au sens de cette distance. Le critère d'agrégation « de maximisation de moment centré d'ordre 2 d'une partition » est utilisé.

Source : MNHN, Paris

— Le processus se poursuit (agrégation, calcul des distances) jusqu'au sommet de la hiérarchie, où l'on rassemble dans une classe unique tous les U.T.O.

Les résultats principaux de la classification se présentent sous la forme d'un tableau de description des classes de la hiérarchie, ainsi que d'un arbre de classification.



Tous les calculs de la classification ascendante hiérarchique ont été effectués en 2 minutes, alors qu'il nous a fallu de très nombreuses heures pour arriver manuellement à notre matrice d'ombrage. Le groupement des U.T.O. est semblable par les 2 procédés bien que la distance et le critère d'agrégation soient différents.

○ Remarque sur les 2 modes de visualisation utilisés

Les méthodes de groupements utilisées, triangle d'ombrage différentiel et phénogramme aboutissent à une représentation linéaire de l'ordre des U.T.O., d'où une distorsion inévitable. Ce mode de représentation peut éloigner arbitrairement 2 U.T.O. qui présentent cependant une certaine affinité (ex. : TAL et JOL). Cette situation est facilement repérée sur la matrice d'ombrage différentiel, par l'existence d'une zone sombre dans une plage claire, ce qui n'est pas le cas dans le phénogramme. C'est pourquoi dans les traitements des caractères palynologiques et macromorphologiques-palynologiques regroupés, nous choisirons exclusivement le mode de visualisation par triangle d'ombrage.

6.2.2. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères palynologiques

○ Matrice des données palynologiques

Les Unités Taxinomiques Opérationnelles (U.T.O. en colonnes) : les mêmes que précédemment.

Les caractères palynologiques (en lignes) :

P01 = Longueur de l'axe polaire $>$ 30 µm (moyenne sur 10 mesures)
P02 = Diamètre équatorial (en coupe optique) $>$ 30 µm (moyenne sur 10 mesures)
P03 = Valeur du rapport P/E $<$ 0,90

Source : MNHN, Paris

	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL	WHI
P01	-	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+
P02	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+
P03	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
P04	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
P05	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+
P06	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
P07	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-
P08	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	+
P09	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
P10	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
P11	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+
P12	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
P13	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-
P14	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
P15	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
P16	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-
P17	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
P18	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-
P19	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
P20	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
P21	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
P22	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+
P23	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
P24	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-
P25	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+

Matrice des données palynologiques (25 caractères)
(= clé de détermination à accès multiples).

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

P04 = Valeur du rapport P/E compris entre 0,90 et 0,95
P05 = Valeur du rapport P/E $>$ 0,95
P06 = Longueur du sillon $<$ 10 µm (moyenne sur 10 mesures)
P07 = Longueur du sillon compris entre 10 et 20 µm
P08 = Longueur du sillon $>$ 20 µm
P09 = Longueur du sillon $<$ 1/3 de la longueur de l'axe polaire
P10 = Longueur du sillon compris entre 1/3 et 2/3 de la longueur de l'axe polaire
P11 = Longueur du sillon $>$ 2/3 de la longueur de l'axe polaire
P12 = Exine $\geqslant$ 2 µm (en dehors des zones aperturales)
P13 = Exine comprise entre 1,5 et 2 µm
P14 = Exine $<$ 1,5 µm
P15 = Existence de symétries autres que d'ordre 3 (4 ou 2)
P16 = Tectum homogène
P17 = Réseau très lâche
P18 = Réseau lâche
P19 = Réseau dense
P20 = Lumières de forme polygonale
P21 = Présence de nombreuses columelles dans le sillon
P22 = Présence d'un anneau de nexine bien visible à l'intérieur du grain
P23 = Endoaperture circulaire
P24 = Endoaperture elliptique
P25 = Endoaperture en forme de francisque.

Les caractères observés au microscope photonique ont été notés de P01 à P15 ; les caractères observés au microscope à balayage ont été notés de P16 à P25.

Tous les caractères utilisés (quantitatifs et qualitatifs) ont été codés en binaire. La présence du caractère est notée + ; son absence est notée —.

Source : MNHN, Paris

o Triangle d'ombrage différentiel

Matrice regroupant les coefficients de similitude de concordance simple des U.T.O. prises 2 à 2, pour les 25 caractères palynologiques.

JOL	100											
LAT	68	100										
LIB	84	52	100									
LIE	40	48	40	100								
LON	84	60	76	40	100							
LUJ	48	40	48	52	48	100						
MAC	68	44	76	32	76	48	100					
MAY	56	56	48	44	64	60	56	100				
MEG	64	72	48	28	72	52	56	76	100			
OCT	64	80	56	68	64	36	40	44	52	100		
TAL	72	48	88	36	72	52	88	52	44	52	100	
WHI	56	48	72	44	72	52	88	52	44	52	84	100
	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL	WHI

demi-matrice de similitude

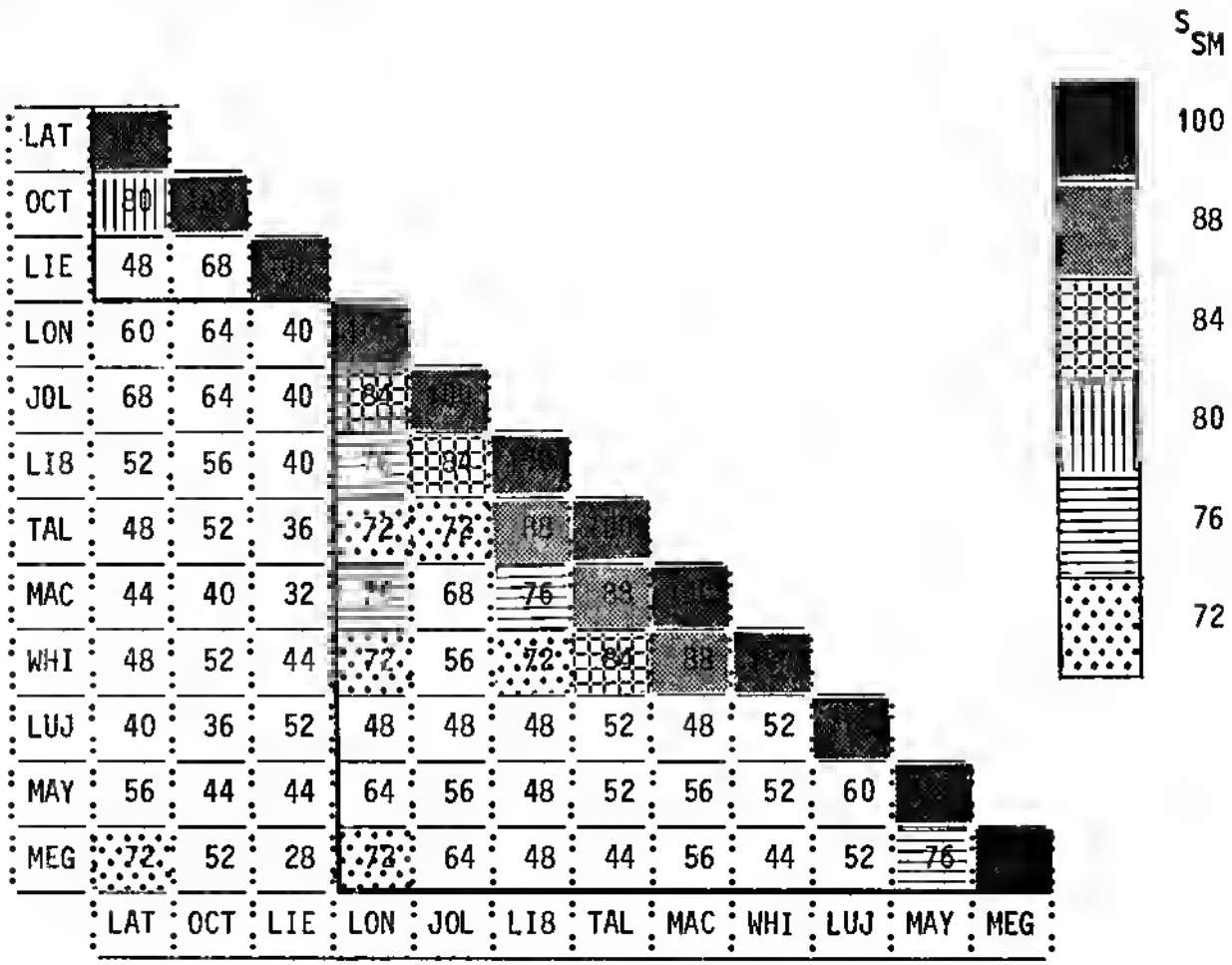
Quelques remarques sur cette matrice :

Sur l'ensemble de la matrice nous notons que : la somme des valeurs des Ssm de *R. liebrechtsiana* est la plus faible (572), tandis que celle de *R. longiflora* est la plus élevée (828).

R. liebrechtsiana 572 ; coefficient de similitude le plus fort avec OCT = 68.
R. lujae 636 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAY = 60.
R. megalostigma 708 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAY = 76.
R. octomera 708 ; coefficient de similitude le plus fort avec LAT = 80.
R. mayumbensis 708 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG = 76.
R. lateriflora 716 ; coefficient de similitude le plus fort avec OCT = 80.
R. whitfieldii 764 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAC = 88.
R. macrocarpa 772 ; coefficient de similitude le plus fort avec TAL et WHI = 88.
R. libisa 788 ; coefficient de similitude le plus fort avec TAL = 88.
R. talbotii 788 ; coefficient de similitude le plus fort avec LIB et MAC = 88.
R. jollyana 804 ; coefficient de similitude le plus fort avec LIB et LON = 84.
R. longiflora 828 ; coefficient de similitude le plus fort avec JOL = 84.

Source : MNHN, Paris

Matrice des ombrages différentiels



triangle d'ombrage différentiel

◦ Résultats taxinomiques

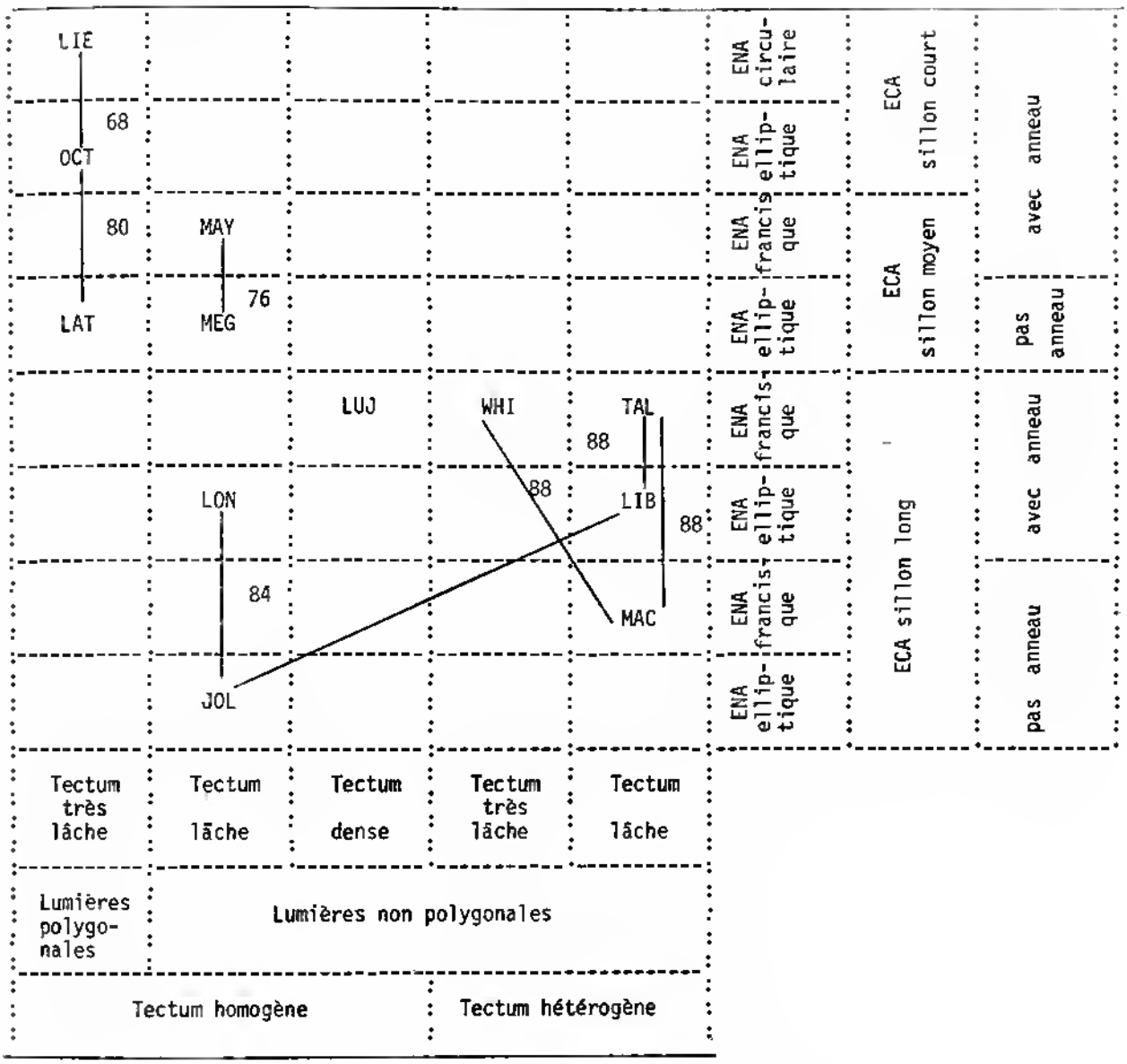
Comparaison de la clé et de la matrice :

Taxons groupés par la clé	Coefficient de similitude dans la matrice
OCT - LIE	68
MEG - MAY	76
LON - JOL	84
LIB - MAC	76
TAL - WHI	84

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 15

Position relative des 12 espèces de *ROTHMANNIA* pour les principaux caractères palynologiques. Les affinité palynologiques les plus grandes entre taxons sont indiquées à l'aide du coefficient de similitude.



ROTHMANNIA : JOL = *jollyana* LON = *longiflora* MEG = *megalostigma*
LAT = *lateriflora* LUJ = *lujae* OCT = *octomera*
LIB = *libisa* MAC = *macrocarpa* TAL = *talbotii*
LIE = *liebrechtsiana* MAY = *mayumbensis* WHI = *whitfieldii*

ECA = ectoaperture ENA = endoaperture

Source : MNHN, Paris

Soulignons que les affinités des espèces décrites par N. Hallé d'après les caractères macromorphologiques se retrouvent ici pour les caractères palynologiques : LIB-MAC = 76 et JOL-LON = 84.

La matrice des triangles d'ombrage différentiel fait apparaître l'ordre suivant des taxons :

LAT, OCT, LIE, LON, JOL, LIB, TAL, MAC, WHI, LUJ, MAY, MEG.

Deux groupes de taxons sont révélés par 2 triangles de similitude :

groupe 1 : LAT, OCT, LIE.
groupe 2 : LON, JOL, LIB, TAL, MAC, WHI, LUJ, MAY, MEG.

Remarquons que le groupe 1 correspond aux espèces à pollen à tectum partiel homogène réticulé à lumières polygonales.

A l'intérieur du groupe 2 : 3 sous-groupes :

1er sous-groupe : LON, JOL, LIB, TAL, MAC, WHI.
2e sous-groupe : LUJ.
3e sous-groupe : MAY, MEG.

Le 1er sous-groupe ainsi visualisé regroupe les espèces à tectum partiel réticulé et sillon long
Le 2e sous-groupe isole LUJ, seule espèce à tectum perforé.
Le 3e sous-groupe rassemble les espèces à tectum partiel réticulé et sillon moyen.

Cette matrice confirme donc la *valeur diagnostique de ces caractères palynologiques*. D'autre part, elle met en relief un point important : les 3 espèces LAT, OCT, LIE sont isolées des autres taxons, comme précédemment pour les caractères macromorphologiques.

La position relative des 12 espèces de *Rothmannia* (pour les principaux caractères palynologiques) et leurs groupements par affinité grâce aux coefficients de similitude (Ssm les plus élevés) peuvent se schématiser par le Tableau 15.

6.2.3. Recherche des affinités entre taxons pour les caractères macromorphologiques et palynologiques regroupés

○ Matrice des données regroupées

La matrice des données macromorphologiques et palynologiques regroupées ne sera pas redonnée ici. Elle est formée des 12 U.T.O. en colonnes et des 50 caractères en lignes (25 caractères macromorphologiques et 25 caractères palynologiques).

○ Triangle d'ombrage différentiel

Matrice regroupant les coefficients de similitude de concordance simple des U.T.O. prises 2 à 2, pour les 25 caractères macromorphologiques et les 25 caractères palynologiques regroupés.

Quelques remarques sur cette matrice :

Sur l'ensemble de la matrice nous notons que : la somme des valeurs des Ssm de *R. liebrechtsiana* est la plus faible (638), tandis que celle de *R. talbotii* est la plus élevée (806).

R. liebrechtsiana 638 ; coefficient de similitude le plus fort avec LAT = 64.
R. octomera 662 ; coefficient de similitude le plus fort avec LAT = 64.
R. lujae 694 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG = 64.
R. lateriflora 730 ; coefficient de similitude le plus fort avec JOL = 66.
R. mayumbensis 738 ; coefficient de similitude le plus fort avec MEG = 74.
R. megalostigma 746 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAY = 74.
R. libisa 766 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAC = 78.
R. whitfieldii 766 ; coefficient de similitude le plus fort avec TAL = 74.

Source : MNHN, Paris

R. macrocarpa 774 ; coefficient de similitude le plus fort avec TAL = 82.
R. longiflora 778 ; coefficient de similitude le plus fort avec JOL = 78.
R. jollyana 786 ; coefficient de similitude le plus fort avec LON = 78.
R. talbotii 806 ; coefficient de similitude le plus fort avec MAC = 82.

	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL	WHI
JOL	100											
LAT	66	100										
LIB	64	50	100									
LIE	50	64	42	100								
LON	78	56	62	40	100							
LUJ	56	50	52	54	58	100						
MAC	62	52	78	44	64	50	100					
MAY	62	56	50	48	72	62	56	100				
MEG	60	62	64	38	62	64	66	74	100			
OCT	54	64	58	56	56	34	48	40	46	100		
TAL	72	58	76	54	62	60	82	62	60	46	100	
WHI	62	52	70	48	68	54	72	56	50	60	74	100

demi-matrice de similitude

Matrice des ombrages différentiels (voir p. 70).

o Résultats taxinomiques

La matrice des triangles d'ombrage différentiel fait apparaître l'ordre suivant des taxons : LAT, OCT, LIE, TAL, MAC, LIB, WHI, LON, JOL, MAY, MEG, LUJ.

Deux groupes sont révélés par 2 triangles d'ombrage :

groupe 1 : LAT, OCT, LIE.
groupe 2 : TAL, MAC, LIB, WHI, LON, JOL, MAY, MEG, LUJ.

Notons ici encore que les 3 taxons : LAT, OCT, LIE sont regroupés.
A l'intérieur du 2e groupe, la matrice met en relief 2 sous-groupes :

1er sous-groupe : TAL, MAC, LIB, WHI.
2e sous-groupe : LON, JOL, MAY, MEG, LUJ.

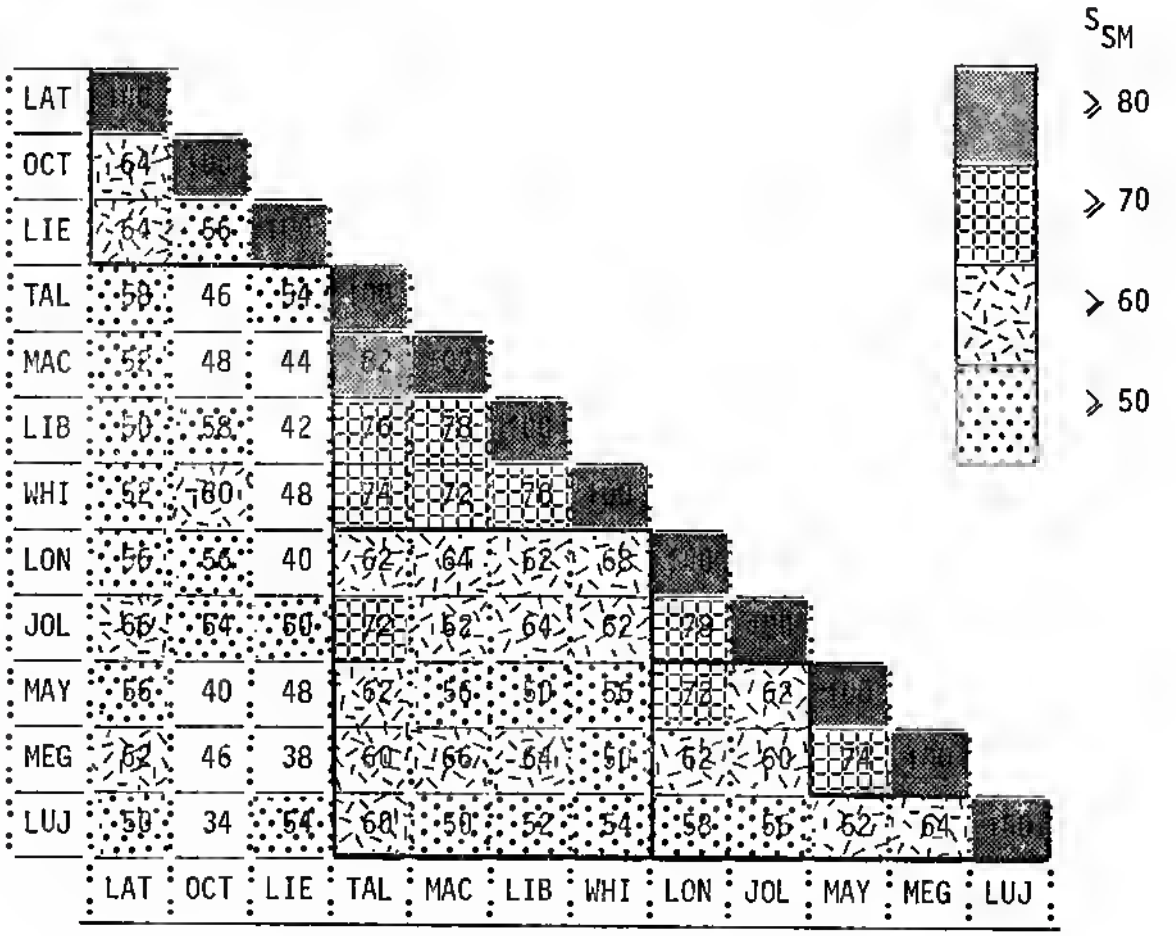
Source : MNHN, Paris

Le 1er sous-groupe ainsi visualisé regroupe les espèces à calice à lobes moyens ou longs, ayant un pollen à exine $\geqslant 2$ µm et un tectum hétérogène.

Dans le 2e sous-groupe se retrouvent les espèces à calice à lobes réduits, ayant un pollen à exine < 2 µm et tectum homogène.

Dans le 2e sous-groupe, se sont isolés les taxons suivants :

LON-JOL (espèces présentant un sillon long),
MAY-MEG (espèces présentant un sillon moyen),
LUJ (isolé à cause de son tectum perforé).



triangle d'ombrage différentiel

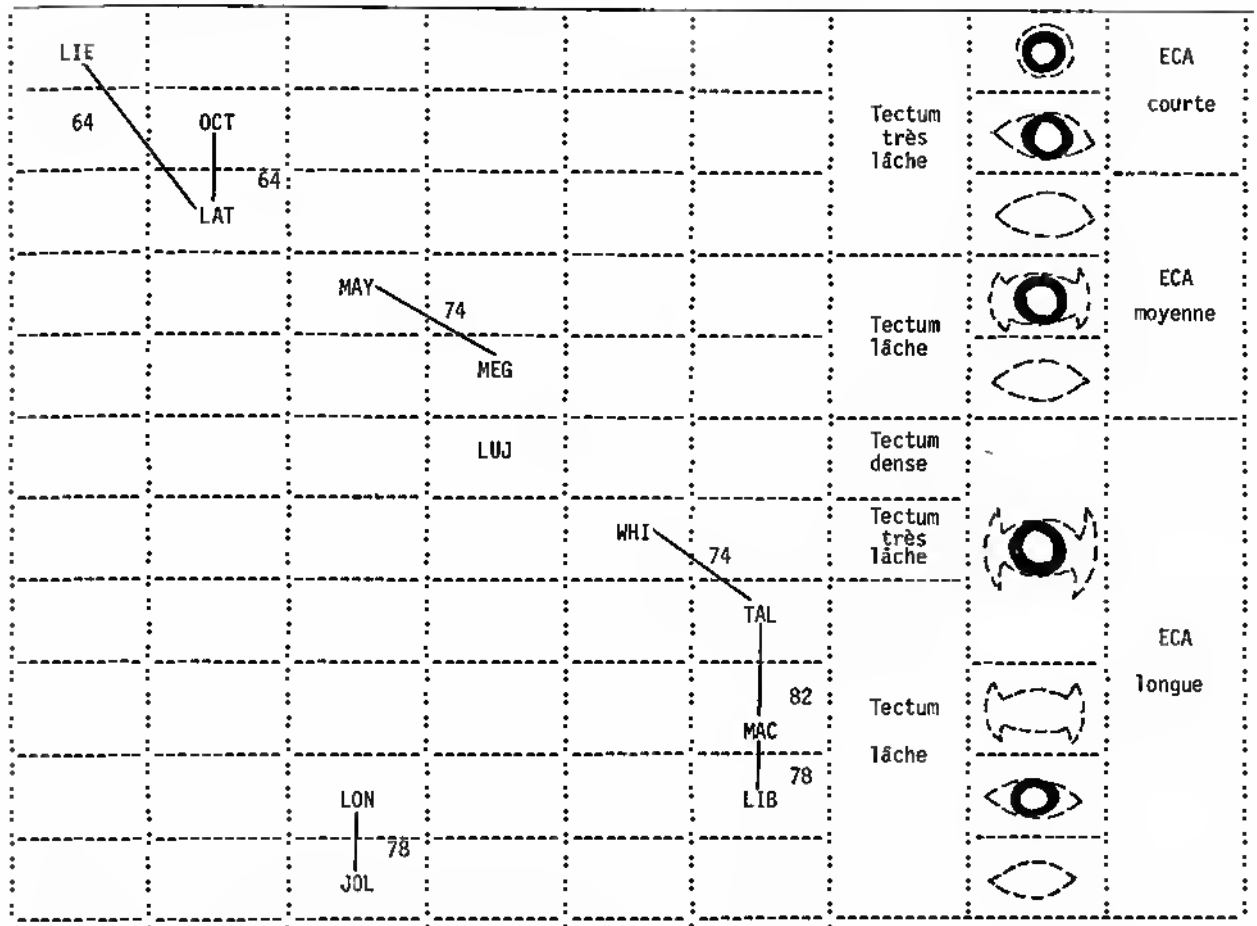
L'apport à la taxinomie de cette méthode numérique nous apparaît essentiellement dans la confirmation de la séparation des espèces de *Rothmannia* à lobes de la corolle recouvrant vers la droite d'avec les *Rothmannia* à recouvrement sénestre (cas le plus général). Nous serons amenée ultérieurement à comparer *R. lateriflora*, *R. liebrechtsiana* et *R. octomera* à *Phellocalyx vollesenii* Bridson (Bridson, 1980). Ces 3 espèces sont cantonnées dans l'Ouest africain tout en ayant des aires de répartition d'étendue différente.

D'autre part, l'utilisation comparative des méthodes classique et numérique a mis l'accent sur un certain nombre de caractères diagnostiques dans l'étude macromorphologique comme dans l'étude palynologique (estivation, forme de fruit, caractéristiques du tectum, longueur de l'ectoaperture). La position relative des 12 espèces de *Rothmannia* (pour les principaux caractères macromorphologiques

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 16

Position relative des espèces du genre *ROTHMANNIA*, pour les principaux caractères palynologiques et macromorphologiques. Les affinités les plus grandes entre taxons sont indiquées à l'aide du coefficient de similitude.



ROTHMANNIA : JOL = *jollyana* LON = *longiflora* MEG = *megalostigma*
LAT = *latériflora* LUJ = *lujae* OCT = *octomera*
LIB = *libisa* MAC = *macrocarpa* TAL = *talbotii*
LIE = *liebrechtsiana* MAY = *mayumbensis* WHI = *whitfieldii*

Source : MNHN, Paris

et palynologiques) et leurs groupements par affinité grâce aux coefficients de similitude (Ssm les plus élevés) peuvent se schématiser par le Tableau 16.

Remarque sur l'objectivité de la méthode

C'est dans un souci d'*objectivité* qu'ont été développées les taxinomies phénétiques. Les caractères sont observés et aucun ne reçoit une pondération subjective. Mais, il faut remarquer avec Gen-ermont, 1980, le défaut d'objectivité lié aux données elles-mêmes dans :

- le choix de l'échantillon (représentatif d'une U.T.O.),
- le choix des caractères à traiter,

et le défaut d'objectivité au niveau :

- des options prises dans les diverses étapes du traitement mathématique (codage, coefficient de similitude...). L'analyse effectuée reflète inévitablement ces choix.

6.2.4. Recrerche de corrélations entre caractères

Un certain nombre de corrélations entre caractères sont mises en évidence par les Tableaux 15 et 16 :

— Parmi les espèces présentant une *endoaperture en forme de francisque*, toutes celles qui ont un tectum hétérogène (WHI, TAL, MAC) ont un calice à lobes moyens ou longs ; tandis que toutes les espèces à tectum homogène (MAY, LUJ) ont un calice à lobes réduits.

— Pour les espèces qui ont une *endoaperture elliptique ou circulaire*, toutes celles dont la corolle est à lobes recouvrants vers la gauche (JOL, LON, MEG) possèdent un pollen à tectum lâche, à lumières non polygonales ; par contre, les espèces à lobes recouvrants vers la droite ont un tectum très lâche, à lumières polygonales (LIE, LAT, OCT).

La seule espèce à corolle réduite (< 10 cm) est aussi la seule qui ait une endoaperture circulaire (LIE).

Ces remarques peuvent permettre d'envisager quelques tendances évolutives parallèles entre caractères macromorphologiques et palynologiques :

corolle longue, E.N.A. elliptique ⟶ corolle réduite, E.N.A. circulaire

corolle à lobes recouvrants vers la gauche, tectum lâche ⟶ corolle à lobes recouvrants vers la droite, tectum très lâche

calice à lobes longs, tectum hétérogène ⟶ calice à lobes réduits, tectum homogène

La recherche des affinités entre caractères aurait pu être réalisée de manière identique à la recherche des affinités entre taxons (Hul Thol et Hideux, 1977) par simple inversion de la matrice des données, calcul de la similitude entre les caractères pris 2 à 2 à l'aide du même coefficient de concordance simple de Sokal et Michener, résultat donné sous forme d'une matrice de similitude, groupement des caractères visualisé par un triangle d'ombrage différentiel. Cependant, les calculs et les manipulations qu'entraîne cette recherche deviennent longs et fastidieux dès que le nombre de caractères traités devient important (ici 50).

Source : MNHN, Paris

6.3. TRAITEMENT NUMÉRIQUE DES DONNÉES : ANALYSE CLADISTIQUE

A notre connaissance seuls Anderson (1972) et Estabrook et Anderson (1979) ont effectué des analyses numériques cladistiques pour les Rubiacées (dans le genre *Crusea*).

But

Chercher à établir *un ordre de relations évolutives* entre les différents taxons, se résumant en un *arbre phylétique* qui présente à sa base les taxons à caractères les plus primitifs, tandis que l'extrémité des diverses ramifications porte les taxons à caractères les plus évolués. Une hiérarchie des taxons est instaurée selon leur avancement évolutif. Pour ce faire, il y a lieu d'établir le stade d'évolution de chacun des caractères.

• Dans ce paragraphe, nous tentons d'appliquer à nos données deux méthodes d'analyses numériques cladistiques : la méthode de l'arbre de Wagner et la méthode de compatibilité de caractère exposée par Meacham (1981). Le point de départ est la matrice des données, exprimant la distribution des *états de caractères* pour l'ensemble des U.T.O. Les caractères utilisés doivent être sélectionnés de manière à traduire les caractéristiques qui permettent de différencier les taxons (caractères phénétiques). La construction de l'arbre nécessite que les états d'un caractère soient arrangés en une séquence qui reflète l'histoire phylogénétique présumée de ce caractère (caractères cladistiques). Les états de caractère peuvent être codés sur 2 états (binaire), sur plus de 2 états ou de façon continue.

La méthode proposée par Meacham est bien adaptée aux traitements de caractères binaires mais semble d'application plus délicate aux caractères à plusieurs états.

Par contre, les arbres de Wagner peuvent être construits à l'aide de caractères continus.

6.3.1. L'arbre de Wagner (1961) selon Farris (1970)

Farris (1970) donne une forme mathématique à la méthode de Wagner (1961).

Un arbre de Wagner est un graphe arborescent dont chaque nœud est occupé par une unité taxinomique opérationnelle (UTO) ou hypothétique (UTH), la branche reliant 2 nœuds est associée à une distance entre ces nœuds. La racine de l'arbre est un ancêtre hypothétique à qui on confère l'état primitif pour tous les caractères. La distance d'une UTO ou d'une UTH à l'ancêtre mesure alors son niveau évolutif.

La construction d'un arbre de Wagner est précédée par le calcul d'une distance UTO à UTO pour toutes les paires d'UTO considérées. La distance choisie est dite « distance de Manhattan » ; par définition elle s'exprime comme :

$$d(A, B) = \sum_i | A_i - B_i |$$ où d est la distance cherchée, A et B sont 2 UTO et i est un caractère donné, A_i et B_i sont les états de ce caractère pour A et B (codés entre 000 et 100). On construit ainsi la matrice des distances entre UTO prises 2 à 2.

La construction de l'arbre comporte les étapes suivantes (algorithme) :

1. — Déterminer l'UTO la plus proche de l'ancêtre au sens de la distance définie ci-dessus (= niveau évolutif le plus faible).

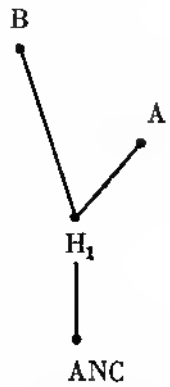
2. — Relier cette UTO (soit A) à l'ancêtre ANC :

Source : MNHN, Paris

3. — Parmi les UTO restantes, choisir celle dont le niveau évolutif est le plus faible, soit B, calculer la distance de cette UTO à la branche (ANC, A) déjà construite en (2). Cette distance est définie par :

$$d\left[B, Br\ (ANC, A)\right] = \frac{1}{2}\left[d\ (B, ANC) + d\ (A, B) - d\ (ANC, A)\right]$$

4. — B va se raccorder à la branche (A, ANC) en un nœud H_1 associé à une unité taxinomique en général hypothétique :



Les états de caractères de H_1 sont déterminés par sa propriété de médiane entre ANC, A et B définie par la relation d (H_1, ANC) + d (H_1, A) + d (H_1, B) minimale, compte tenu de la définition de la distance de Manhattan ceci revient pour chaque caractère i à trouver le minimum de :

$$|\ H_i - ANC_i\ | + |\ H_i - A_i\ | + |\ H_i - B_i\ |$$

Pour ce faire, 3 cas sont à distinguer :

a — Si $ANC_i \neq A_i$
$ANC_i \neq B_i$ avec $ANC_i < B_i < A_i$
$A_i \neq B_i$

alors la valeur minimale est assurée par $H_i = B_i$.

b — Si 2 des états sont égaux, par exemple $ANC_i = A_i$ alors la valeur minimale est assurée pour $H_i = ANC_i = A_i$.

c — Si les 3 états sont égaux, alors $H_i = ANC_i = A_i = B_i$.

Ceci étant fait pour tous les caractères, H_1 est complètement défini, y compris par son niveau évolutif. On l'adjoint à la matrice initiale des données.

Les séquences (3), (4) sont répétées jusqu'à épuisement des taxons à placer.

Si on se place à un stade quelconque de l'élaboration de l'arbre en (3) on calcule la distance entre l'UTO à placer et *toutes* les branches de l'arbre existant.

En (4) on raccorde cette UTO à la branche dont elle est la plus proche.

○ Construction de l'arbre de Wagner pour nos données.

- Les UTO sont les mêmes que celles définies précédemment.
- Les caractères.

1. Corolle à lobes recouvrants vers la gauche : codé 000
   Corolle à lobes recouvrants vers la droite : codé 100
2. Fleurs toujours solitaires : 000
   Fleurs quelquefois ou toujours groupées : 100

Source : MNHN, Paris

3. Fleur pleiomère : 000
   Fleur pentamère : 100
4. Corolle longue entre 20 et 30 cm : 000
   entre 10 et 20 cm : 050
   entre 0 et 10 cm : 100
5. Rapport diamètre sur longueur du fruit $< \frac{1}{3}$: 000
   compris entre 1 et $\frac{1}{3}$: 050
   égal 1 : 100
6. Longueur de la feuille $\geqslant$ 15 cm : 000
   $<$ 15 cm : 100
7. Largeur de la feuille $\geqslant$ 7,5 cm : 000
   $<$ 7,5 cm : 100
8. Longueur de l'axe polaire $<$ 30 µm : 000
   $>$ 30 µm : 100
9. ECA longue : 000
   moyenne : 050
   courte : 100
10. Absence d'anneau : 000
    Présence d'anneau : 100
11. ENA sans diverticule : 000
    ENA avec diverticule : 100
12. ENA allongée : 000
    ENA circulaire : 100
13. Tectum hétérogène : 000
    Tectum homogène : 100

Matrice des données (voir p. 76)
Matrice des distances de Manhattan (voir p. 77)
Arbre de Wagner (voir p. 78)

○ Analyse des résultats — comparaison avec l'analyse phénétique

Le groupement des taxons visualisé par le triangle d'ombrage et reporté dans le Tableau 16, peut être complété en introduisant les coefficients de similitude les plus élevés reliant chacun des 5 groupes, comme dans le Tableau 17. C'est à partir de ce dernier que les comparaisons entre les 2 types d'analyses se feront.

Les 3 espèces qui possèdent une corolle à lobes recouvrants vers la droite L1E, LAT, OCT groupées par l'analyse phénétique se trouvent ensemble dans une lignée indépendante.

MAC, TAL, WHI phénétiquement dans le même sous-groupe apparaissent sur une lignée : MAC (niveau évolutif 350) → TAL (550) → WHI (650).

L'arbre de Wagner met MEG à l'origine de plusieurs branches :

• à l'origine de MAC, TAL, WHI, ceci vient appuyer le fait qu'entre les groupes MAY-MEG et WHI-TAL-MAC-L1B de la précédente étude le coefficient de similitude le plus fort est MEG-MAC = 66 (Tableau 17) ;

• à l'origine de OCT, LAT, L1E, dans ce cas aussi l'étude des coefficients de similitude entre taxons des groupes L1E-LAT-OCT et MAY-MEG montre un coefficient de valeur maximale pour LAT-MEG = 62 ;

Source : MNHN, Paris

Matrice des Données pour les 12 UTO de *Rothmannia*.

Les 7 unités taxinomiques hypothétiques (UTH) créées au cours de la construction de l'arbre de Wagner sont incl
dans cette matrice.

		caractères													indice d'avancement évolutif
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
UTO	JOL	000	000	100	050	100	100	000	000	000	000	000	000	100	450
	LAT	100	000	100	050	050	100	100	100	050	000	000	000	100	750
	LIB	000	100	100	000	050	000	000	000	000	100	000	000	000	350
	LIE	100	000	100	100	050	100	100	000	100	100	000	100	100	950
	LON	000	000	100	050	100	100	100	100	000	100	000	000	100	750
	LUJ	000	100	100	050	050	000	100	000	000	100	100	000	100	700
	MAC	000	000	100	000	050	000	000	100	000	000	100	000	000	350
	MAY	000	000	100	000	100	100	100	000	050	100	100	000	100	750
	MEG	000	100	100	000	050	000	000	100	050	100	000	000	000	500
	OCT	100	000	000	050	000	000	000	100	100	100	000	000	100	550
	TAL	000	000	100	000	050	000	100	100	000	100	100	000	000	550
	MHI	000	000	100	050	100	000	100	100	000	100	100	000	000	650
UTH	H_1	000	000	100	000	050	000	000	000	000	000	000	000	000	150
	H_2	000	000	100	000	050	000	000	100	000	000	100	000	000	350
	H_3	000	000	100	000	050	000	100	100	000	100	100	000	000	550
	H_4	000	100	100	000	050	000	000	000	000	100	000	000	100	450
	H_5	100	000	100	050	050	000	000	100	050	000	000	000	100	550
	H_6	000	100	100	000	050	000	100	000	000	100	100	000	100	650
	H_7	000	000	100	000	100	100	100	000	000	100	100	000	100	700

Source : MNHN, Paris

	JOL	LAT	LIB	LIE	LON	LUJ	MAC	MAY	MEG	OCT	TAL
LAT	400										
LIB	500	800									
LIE	600	400	800								
LON	300	300	600	500							
LUJ	550	650	350	650	450						
MAC	500	600	400	1000	600	550					
MAY	400	500	600	500	300	350	600				
MEG	450	450	350	850	550	500	350	650			
OCT	700	500	700	600	600	750	700	800	550		
TAL	700	600	400	800	400	350	200	400	550	700	
WHI	600	600	500	800	300	350	300	400	650	700	100

Matrice des distances de Manhattan.
(Les U.T.H. créées au cours de la construction de l'arbre de Wagner ne sont pas indiquées dans cette matrice).

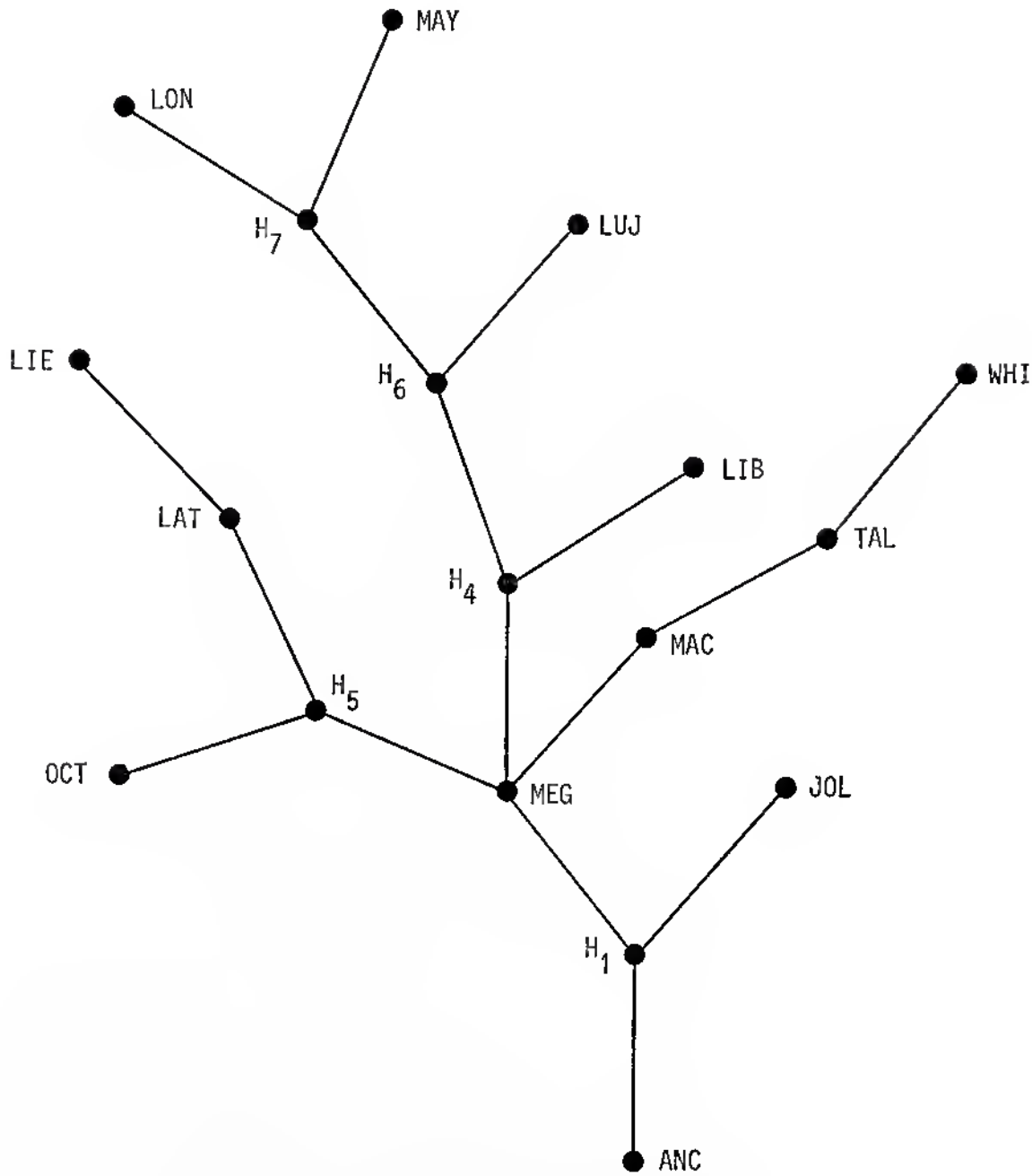
• à l'origine de LIB, LUJ, MAY, LON. Parmi ces taxons LUJ et MAY sont liés directement à MEG dans la précédente approche : LUJ-MEG = 64, MAY-MEG = 74 sont les plus forts coefficients existants pour ces taxons. LIB et LON ont, eux, le maximum de similitude avec MAC et MAY qui eux-mêmes ont les plus forts coefficients avec MEG : MAG-MEG = 66, MAY-MEG = 74.

LIB et MAC liés phénétiquement (S_{SM} = 78) ont une évolution sur 2 branches différentes (endoaperture elliptique, endoaperture en francisque) mais se trouvent à un même niveau évolutif (350).

De même LON et MAY (S_{SM} = 72) ont tous deux le niveau évolutif 750 et se trouvent sur deux branches.

Source : MNHN, Paris

Arbre de WAGNER

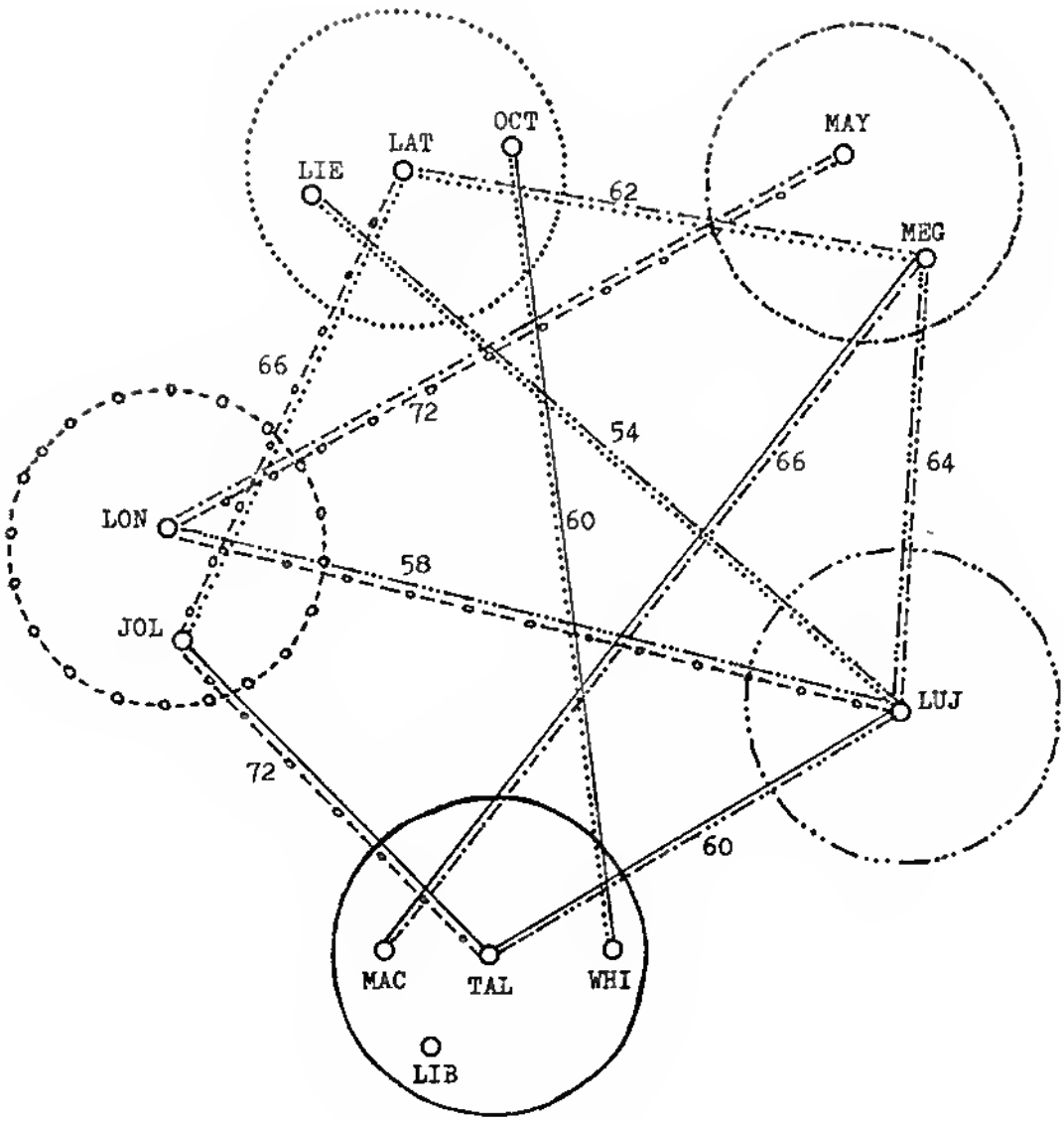


6.3.2. La compatibilité des caractères selon Meacham (1981)

Le but est de parvenir à un arbre dit arbre d'états de caractère dont chaque branche sépare l'ensemble des UTO en deux classes présentant des états différents (*s'excluant mutuellement*) pour les

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 17



Liaisons intergroupes par les coefficients de similitude (analyse phénétique pour 50 caractères macromorphologiques et palynologiques groupés).

ROTHMANNIA : JOL = *jollyana* LON = *longiflora* MEG = *megalostigma*
LAT = *lateriflora* LUJ = *lujae* OCT = *octomera*
LIB = *libisa* MAC = *macrocarpa* TAL = *talbotii*
LIE = *liebrechtsiana* MAY = *mayumbensis* WHI = *whitfieldii*

Source : MNHN, Paris

caractères notés en index sur la branche. L'état primitif pour tous les caractères est attribué à un ancêtre hypothétique qui sera la racine de l'arbre (arbre orienté).

L'élaboration de l'arbre comporte 5 étapes :

1 — choisir les UTO et les caractères,
2 — définir les états de caractère et construire la matrice des données,
3 — déterminer les compatibilités,
4 — trouver les cliques,
5 — construire l'arbre.

L'étape n° 1 n'appelle pas de commentaires propres à cette méthode.

Dans l'étape n° 2, les caractères continus doivent être convertis en caractères binaires en fixant une limite arbitraire, les caractères à plusieurs états peuvent être ramenés à plusieurs caractères binaires.

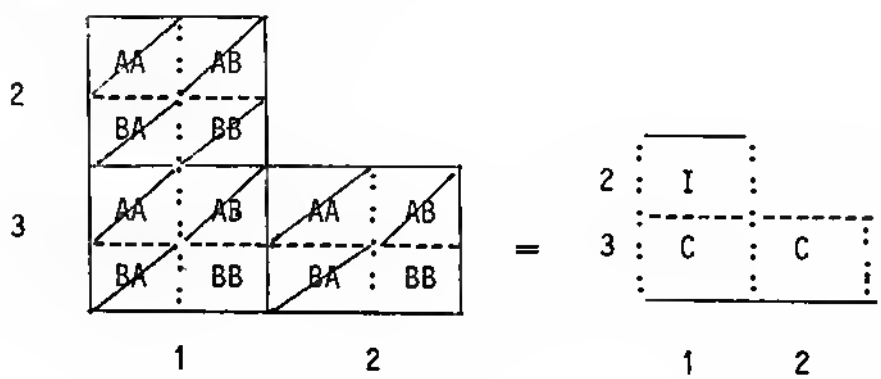
L'étape 3 comporte la détermination de la compatibilité des caractères qui est à la base de cette analyse. Deux caractères quelconques sont dits *incompatibles* (I) si, et seulement si, les 4 combinaisons possibles de leurs états sont présents dans la matrice des données ; dans le cas contraire, ils sont dits *compatibles* (C). Le test de compatibilité doit être effectué pour toutes les paires de caractères.

Nous empruntons à Meacham (1981b) un exemple simple pour illustrer cette procédure :

Soit 4 UTO : a, b, c, d et un ancêtre hypothétique x ; les caractères : 1, 2, 3 codés sur 2 états : A (primitif), B (évolué) ; et la matrice des données suivante :

	1	2	3
a	A	A	B
b	B	A	A
c	B	B	A
d	A	B	A
x	A	A	A

matrice des compatibilités correspondante :



Source : MNHN, Paris

Ceci n'est qu'une régle, elle signifie que parmi tous les arbres que l'on pourrait construire en considérant le caractére 1, il n'en existe aucun qui pourrait être construit en partant du caractère 2 (Meacham, 1981a).

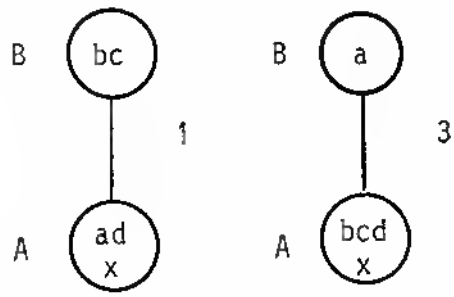
Ceci justifie l'étape 4 qui consiste à constituer des cliques. *Une clique* est un ensemble de caractéres mutuellement compatibles.

Dès que le nombre de caractéres est relativement élevé, il est commode de construire un graphe dit de comptabilité qui consiste à représenter chaque caractére par un point et à relier 2 à 2 tous les caractères compatibles.

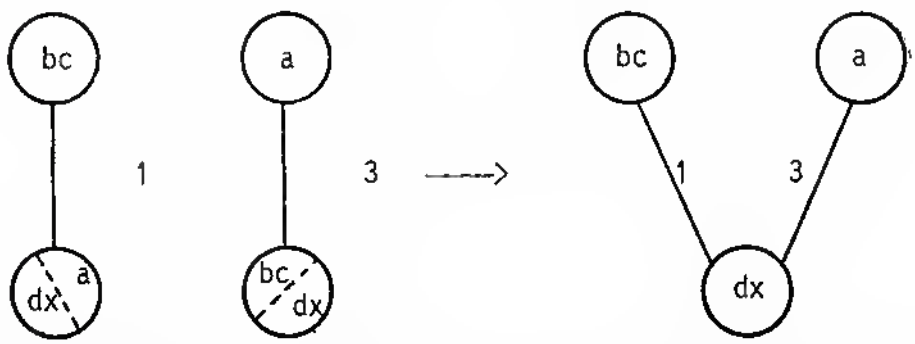
On isole la plus grande clique qui va servir à construire l'arbre, il est démontré qu'il n'existe qu'une solution indépendamment de l'ordre dans lequel on introduit les caractéres.

L'étape 5, construction de l'arbre, peut être illustrée dans notre exemple précédent :

un arbre peut êtrc construit avec la clique 1, 3 ; chacun des caractères 1 et 3 fournit un arbre d'états de caractère :



l'arbre d'états de caractérc reposant sur la clique 1, 3 peut être figuré ainsi :



Pour faciliter la construction de l'arbre, Meacham (1981b) conseille d'introduire les caractères de la clique en partant de celui qui présente l'état primitif chez le plus petit nombre de taxons (caractère 1 dans l'exemple ci-dessus) et en allant dans l'ordre croissant.

o Application a nos données

Nous avons traité nos données sur deux exemples séparés :

— les espèces à endoaperture elliptique ou circulaire,
— les espèces à endoaperture en forme de francisque.

Source . MNHN, Paris

• *Analyse des espèces présentant une endoaperture sans diverticule (= elliptique ou circulaire)*
Les taxons : JOL, LAT, LIB, LIE, LON, MEG, OCT et l'ancêtre ANC.

Les caractères : 1. ECA longue A
ECA moyenne ou courte B

2. ENA allongée A
ENA circulaire B

3. absence d'anneau A
présence d'anneau B

4. tectum hétérogène A
tectum homogène B

5. corolle recouvrant vers la gauche A
corolle recouvrant vers la droite B

6. fruit ellipsoïde A
fruit globoïde B

7. calice à lobes moyens ou longs A
calice à lobes courts B

matrice des données :

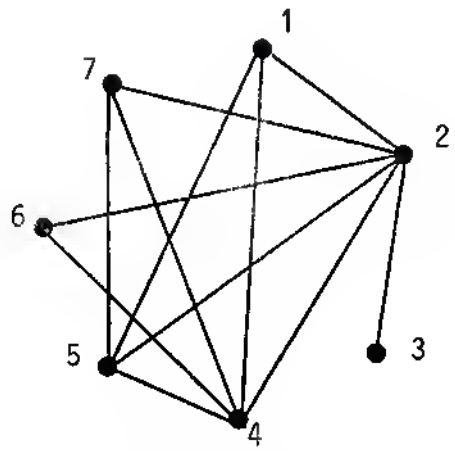
	1	2	3	4	5	6	7
JOL	A	A	A	B	A	B	B
LAT	B	A	A	B	B	A	A
LIB	A	A	B	A	A	A	A
LIE	B	B	B	B	B	B	A
LON	A	A	B	B	A	B	B
MEG	B	A	A	B	A	A	B
OCT	B	A	B	B	B	A	A
ANC	A	A	A	A	A	A	A

Source : MNHN, Paris

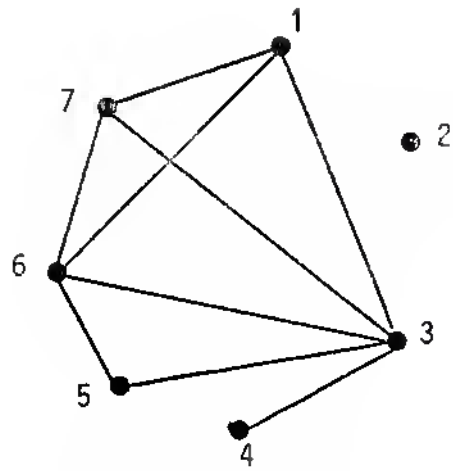
matrice des compatibilités de caractères :

2	C					
3	I	C				
4	C	C	I			
5	C	C	I	C		
6	I	C	I	C	I	
7	I	C	I	C	C	I
	1	2	3	4	5	6

graphes :



graphe de compatibilité

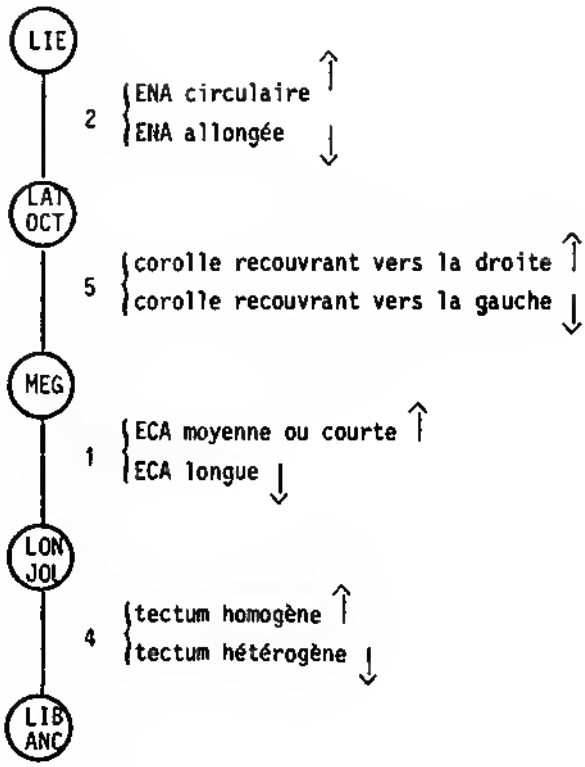


graphe d'incompatibilité

Source : MNHN, Paris

détermination de la plus grande clique : 1, 2, 4, 5.

construction de l'arbre :



- *Analyse des espèces présentant une endoaperture en forme de francisque*

Les taxons : LUJ, MAC, MAY, TAL, WH1 et l'ancêtre ANC.

Les caractères : 1. ECA longue A
ECA moyenne ou courte B

2. absence d'anneau A
présence d'anneau B

3. tectum lâche ou très lâche A
tectum dense B

4. calice à lobes moyens ou longs A
calice à lobes réduits B

5. fruit ellipsoïde A
fruit globoïde B

Source : MNHN, Paris

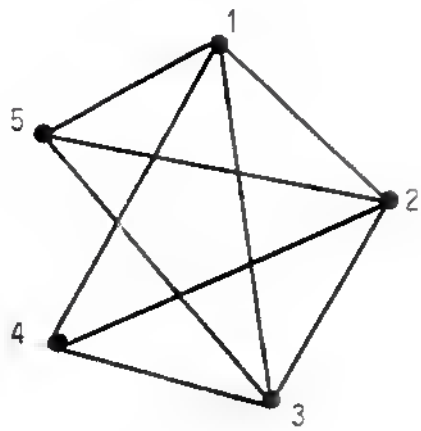
matrice des données :

	1	2	3	4	5
LUJ	A	B	B	B	A
MAC	A	A	A	A	A
MAY	B	B	A	B	B
TAL	A	B	A	A	A
WHI	A	B	A	A	B
ANC	A	A	A	A	A

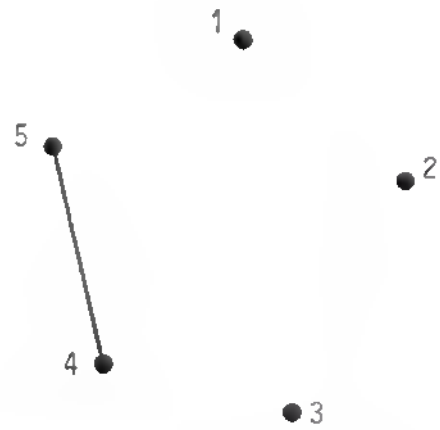
matrice des compatibilités de caractères :

2	C			
3	C	C		
4	C	C	C	
5	C	C	C	I
	1	2	3	4

graphes :



graphe de compatibilité



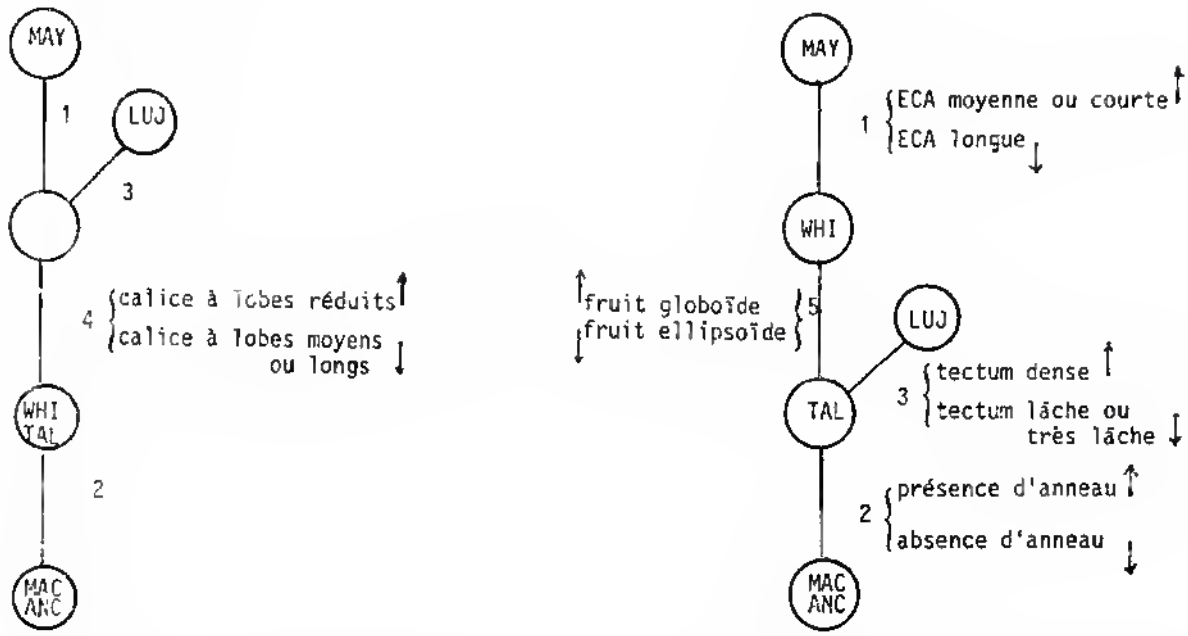
graphe d'incompatibilité

Source : MNHN, Paris

détermination de la plus grande clique :

Nous avons dans ce cas deux cliques de taille égale : 1, 2, 3, 4 et 1, 2, 3, 5

construction des arbres :



• La méthode a été appliquée à des caractères en nombre restreint, choisis pour leur valeur diagnostique (Tableau 16), il n'est pas surprenant qu'elle conduise à des résultats assez proches de ceux obtenus précédemment. Si nous considérons la 2e application, nous pouvons noter que sur un ensemble de 5 caractères nous sommes amenée à regrouper ceux-ci en 2 cliques de 4 caractères chacune ; en d'autres termes, les 5 caractères considérés ne sont pas compatibles au sens de cette méthode, ce qui signifie qu'il est impossible de proposer un seul arbre censé représenter une tendance évolutive en les prenant en compte simultanément et de façon cohérente.

L'introduction de la notion de compatibilité donne une forme rigoureuse à l'exploitation d'un ensemble de caractères à valeur diagnostique tels que ceux issus de l'analyse phénétique. Elle permet donc de passer d'une manipulation intuitive à une démarche reposant sur une structure mathématique.

6.3.3. Remarques sur ces méthodes

L'application à nos données met clairement en évidence les grands traits de cette méthode de compatibilité des caractères : elle révèle exactement quels caractères viennent à l'appui d'une estimation donnée de l'évolution ; elle schématise et visualise les situations de conflit ou de concordance entre les caractères.

Il est difficile, à la lumière de nos résultats, de porter un jugement très pertinent sur cette méthode. Par exemple, le fait d'obtenir deux cliques de taille égale, éventualité qui n'a pas été clairement envisagée dans la littérature, peut découler d'un nombre de caractères insuffisants. Néanmoins, nous pouvons formuler les observations suivantes qui resteront valables même lors de traitements plus complets : la méthode est mal adaptée à la prise en compte de caractères continus. Ses

Source : MNHN, Paris

auteurs proposent de surmonter cette difficulté en codant sur plusieurs états, ce qui revient à introduire des caractères binaires nouveaux dénommés facteurs binaires du caractère en question.

Le choix de la plus grande des cliques pour construire l'arbre peut paraître *a priori* arbitraire.

Chaque ramification de l'arbre, en général, ne dépend que d'un petit nombre de caractères (1 dans nos applications), il est aisé de montrer que l'adjonction de quelques caractères à l'ensemble des données peut :

- soit inverser le classement des cliques par taille (donc changer la plus grande d'entre elles, sur laquelle repose l'arbre),
- soit perturber la structure de l'arbre en s'incorporant à la clique la plus grande.

Dans tous les cas, nous pouvons donc affirmer qu'un arbre construit par cette méthode est très sensible à un faible changement dans les données prises en compte.

La signification de cette instabilité mériterait une réflexion plus approfondie.

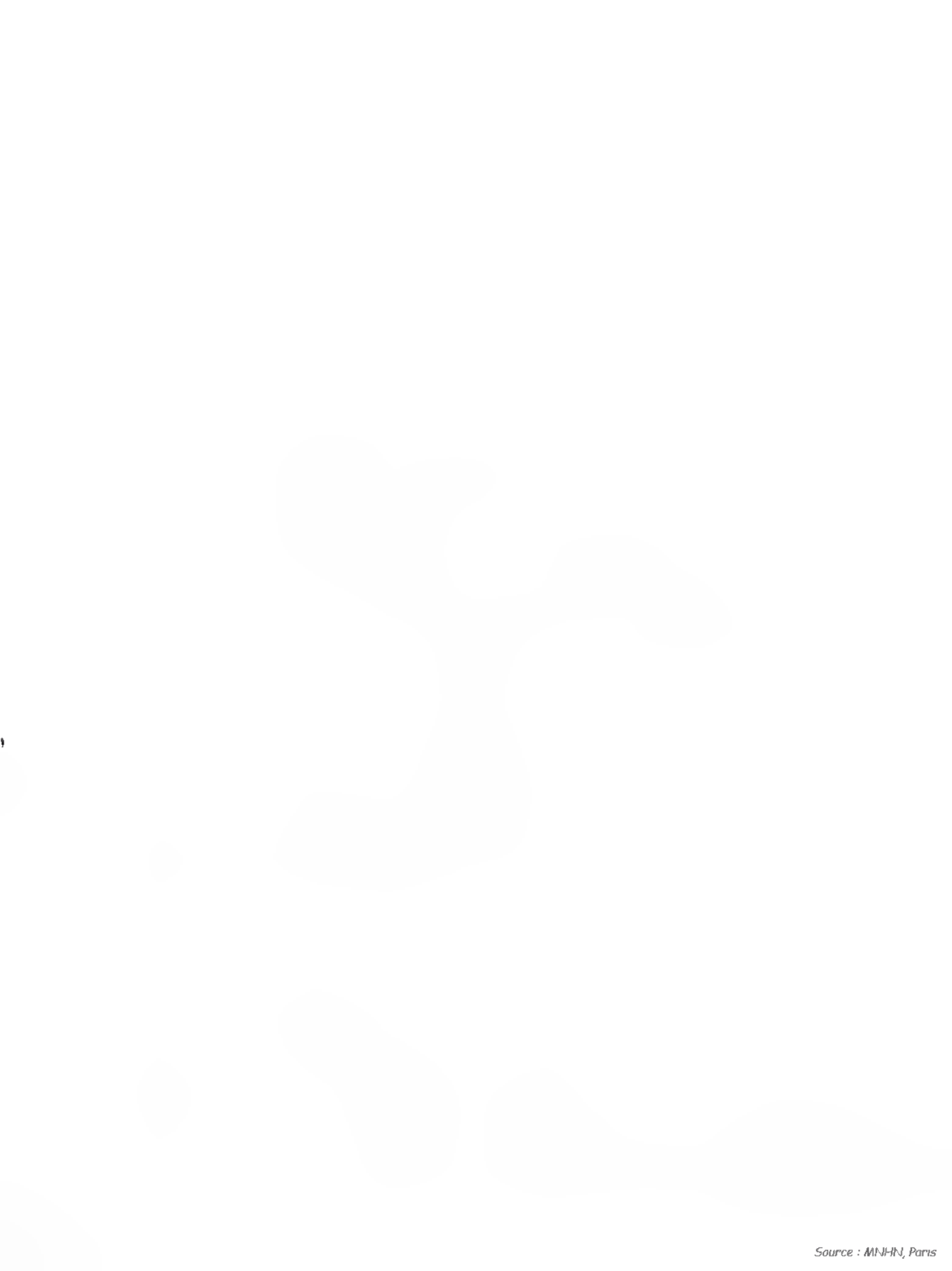
La méthode de l'arbre de Wagner est fondamentalement différente de la méthode précédente. La structure de l'arbre que l'on construit n'est plus le reflet fidèle et aisément déchiffrable des données initiales et son élaboration ne repose plus sur une réflexion purement déductive.

Par contre, cette méthode exploite la totalité des caractères considérés et admet plus facilement un codage sur plusieurs états, ceci pourrait lui conférer une meilleure aptitude à l'approche d'une « réalité évolutive » complexe.

En revanche le passage des données à l'arbre exige, comme pour l'analyse phénétique, l'introduction *a priori* de la notion et de la définition d'une distance entre taxons. L'une des conséquences bénéfiques est de limiter à son poids relatif l'effet perturbateur dû à l'introduction d'un caractère supplémentaire.

Il reste que cette distance n'est pas une donnée intrinsèque et que sa nature plus ou moins arbitraire peut toujours être mise en cause.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

7. RELATIONS ENTRE RUBIACÉES ET FAMILLES VOISINES

Nous rappelons brièvement la position des Rubiacées dans les classifications de Bessey (1915), Gundersen (1950), Hutchinson (1959), Engler (1964), Takhtajan (1980), Cronquist (1981).

Pour Bessey, les Rubiacées sont dans l'ordre des Rubiales (Rubiacées, Caprifoliacées, Adoxacées, Valérianacées, Dipsacacées) qui dérivent des Umbellales (Araliacées, Apiacécs, Cornacées).

Gundersen rassemble les Ombellales et les Rubiales dans un super-ordre des Rubiflores.

Hutchinson place les Rubiacées avec les Dialypetalanthacées dans l'ordre des Rubiales dérivant des Loganiales.

Engler groupe les Rubiacées, les Asclepiadacées, les Apocynacées, les Desfontainiacées, les Menyanthacées, les Gentianacées et les Loganiacées dans les Gentianales.

Pour Takhtajan, les Rubiacées sont dans l'ordre des Gentianales avec les Loganiacées, les Théligonacées, les Apocynacées, les Asclépiadacées, les Gentianacées, les Menyanthacées et les Dialypetalanthacées. Dans cette classification les Gentianales font partie des Asteridées dérivant des Rosidées par les Cornales.

Cronquist situe les Rubiacées avec les Theligonacées dans l'ordre des Rubiales dérivant des Gentianales. Les Rubiales sont mises dans les Astéridées, celles-ci sont issues des Rosidées par les Rosales.

Nous avons, par le Tableau 18, illustré le classement par les auteurs cités précédemment, des Rubiacées et de certaines familles voisines et ajouté, pour chaque famille, l'indice d'évolution donné par Sporne (1949).

Dans ce chapitre, nous esquissons la recherche des relations palynologiques et phytodermologiques principales qui semblent exister entre les Rubiacées et quelques familles voisines. Cette recherche devra être poursuivie à mesure de l'élargissement de la connaissance de ces taxons.

7.1. D'après les caractères palynologiques

• *Les Théligonacées* (Gentianales — Takhtajan ; Rubiales — Cronquist).

Les affinités taxinomiques entre *Theligonum* et la famille des Rubiacées ont été envisagées par Wunderlich (1971) pour l'embryologie, la morphologie et l'anatomie, par Kooiman (1971) pour la chimie (Kooiman trouve dans *Theligonum* des iridoïdes dérivés de terpène, composés typiques des Rubiales).

Praglowski (1973) étudie les pollens des Théligonacées. Pour lui, les Anthospermées, Spermacocées et Galiées seraient les tribus les plus proches des Théligonacées par la présence de pollen à 3 noyaux.

Très récemment Robbrecht (1982) a observé la morphologie des pollens d'Anthospermées sans pouvoir confirmer le rapprochement Théligonacées-Anthospermées.

Sporne (1949) donne un indice 65 aux Théligonacées, proche de celui des Rubiacées (67).

• Parmi les *Gentianales* (sensu Takhtajan et Cronquist), notons que les Apocynacées, les Asclépiadacées et les Gentianacées possèdent comme les Rubiacées des taxons dont les grains de pollen sont composés.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 18 - *RUBIACEAE* et familles voisines

FAMILLES	BESSEY (1915)	HUTCHINSON (1959)	ENGLER (1964)	TAKHTAJAN (1980)	CRONQUIST (1981)	INDICE DE SPORNE (1949)
ADOXACEAE	Rubiales	Saxifragales	Dipsacales	Dipsacales	Dipsacales	92
ALANGIACEAE		Araliales	Umbelliflorae	Cornales	Cornales	58
APOCYNACEAE		Apocynales	Gentianales	Gentianales	Gentianales	79
ARALIACEAE	Umbellales	Araliales	Umbelliflorae	Araliales	Apiales	58
ASCLEPIADACEAE		Apocynales	Gentianales	Gentianales	Gentianales	83
CAPRIFOLIACEAE	Rubiales	Araliales	Dipsacales	Dipsacales	Dipsacales	79
CORNACEAE	Umbellales	Araliales	Umbelliflorae	Cornales	Cornales	67
DIALYPETALANTHACEAE		Rubiales	Myrtiflorae	Gentianales	Rosales	
DIPSACACEAE	Rubiales	Valerianales	Dipsacales	Dipsacales	Dipsacales	100
GENTIANACEAE		Gentianales	Gentianales	Gentianales	Gentianales	83
LOGANIACEAE		Loganiales	Gentianales	Gentianales	Gentianales	75
MENYANTHACEAE		Gentianales	Gentianales	Gentianales	Solanales	
NYSSACEAE		Araliales	Umbelliflorae	Cornales	Cornales	46
RUBIACEAE	Rubiales	Rubiales	Gentianales	Gentianales	Rubiales	67
THELIGONACEAE				Gentianales	Rubiales	65
UMBELLIFERAE (APIACEAE)	Umbellales	Umbellales	Umbelliflorae	Araliales	Apiales	79
VALERIANACEAE	Rubiales	Valerianales	Dipsacales	Dipsacales	Dipsacales	96

Source : MNHN, Paris

— *Les Apocynacées* (Gentianales, Takhtajan et Cronquist)

Le sporoderme de *Nerium oleander* L. décrit par Van Campo et Lugardon (1973) a mis en évidence l'existence d'une structure grenue infratectale chez les Angiospermes. L'exine de ce *Nerium* se compose en effet d'un tectum lisse continu, d'une couche infratectale grenue et d'une couche basale très irrégulière qui semble constituée de grains plus gros que les grains infratectaux, agglomérés en massifs irréguliers. L'endexine s.s. serait absente.

D'autres études (Nilsson et Van Campo, 1978 ; Van Campo et al., 1979) confirment une structure infratectale grenue et une absence d'endexine (sauf pour *Catharanthus*, genre dans lequel l'endexine est présente).

Le pollen de *Vinca rosea* (= *Catharanthus roseus*) présente un aspect presque columellaire de l'exine au voisinage de l'aperture (Cousin, 1979).

Le Dr Nilsson (Stockholm) entreprend actuellement une étude palynologique des Apocynacées qui doit couvrir toute cette grande famille encore peu connue, de fructueuses comparaisons pourront être effectuées ultérieurement.

— *Les Asclépiadacées* (Gentianales, Takhtajan et Cronquist)

L'étude récente des pollinies mûres de *Calotropis procera* (Dan Dicko-Zafimahova, 1978, 1980 ; Dan Dicko-Zafimahova et Audran, 1981) a montré que leur exine comporte un tectum compact, une zone infratectale grenue et une strate (ou couche) interne feuilletée.

Le tectum ne pénètre pas entre chaque élément de la pollinie (= calymmée).

Cette famille n'est encore que très partiellement étudiée.

— *Les Gentianacées* (Gentianales, Takhtajan et Cronquist)

Les Gentianacées ont fait l'objet de plus nombreuses recherches. Nous citerons principalement Nilsson, 1964, 1967a, 1967b, 1968, 1970 ; Punt et Nienhuis, 1976.

La structure du sporoderme rapproche plus les Rubiacées des Gentianacées que des 2 précédentes familles.

D'après les descriptions de ces différents auteurs, les Gentianacées possèdent une exine typiquement angiospermienne : l'ectexine constituée par un tectum partiel ou complet (strié, réticulé, rugulé, perforé), un infratectum columellaire, une sole et l'endexine.

Les sections fines examinées au MET (Nilsson, 1970 sur *Lisianthus* L. s.l.) ont, par contre, fait apparaître une endexine le plus souvent lamellaire (les Rubiacées semblent avoir une structure endexinique granuleuse). L'endexine peut disparaître chez les espèces qui ont un pollen du type *Imthurnianus*.

Nous relevons aussi des ressemblances au niveau apertural : les Gentianacées à pollen simple sont généralement 3-colporés, l'ectoaperture est un sillon méridien ± long, ± large, l'endoaperture varie d'elliptique à circulaire et avec quelquefois présence d'une « H-endoaperture » (Punt & Nienhuis, *op. cit.*) (≡ endoaperture en forme de francisque pour les Gardéniées).

Punt & Nienhuis décrivent pour les espèces du type *Blackstonia perfoliata* : « distinct costae around the central part of the H-endoaperture ». Une différence toutefois est à remarquer : l'épaississement périapertural en forme d'anneau des Gardéniées semble être de nature ectexinique (« annulus » et non « costa »). A notre sens, il serait plus clair de réserver le terme français anneau à un épaississement en forme de couronne autour d'un pore (= terme morphologique) et de lui adjoindre les termes ectexinique ou endexinique pour en préciser la nature : anneau ectexinique des Gardéniées).

A l'intérieur des *Lisianthus* s.l. (Nilsson, 1970), nous retrouvons les diverses formes polliniques présentes à l'échelle de la tribu des Gardéniées :

— pollen simple longiaxe, tricolporé, à tectum partiel réticulé différencié : *Didymosalpinx lanciloba* (Rubiacées), *Lisianthus cordifolius* (Gentianacées) ;

Source : MNHN, Paris

—pollen simple bréviaxe, tricolporé, à tectum partiel réticulé : *Rothmannia-Porterandia* (Rubiacées) — *Macrocarpaea glabra* type (Gentianacées) ;
—tétrade tétraédrique calymmée à monades 3-colporées ou 3-porées, à murs fragmentés en protubérances arrondies :
Gardenia imperialis (Rubiacées) — *Chelonanthus camporum* (Gentianacées).
—tétrade tétraédrique calymmée à monades 3-porées, à tectum partiel réticulé :
la plupart des tétrades (Rubiacées) — *Lagenanthus*-type (Gentianacées).

— *Les Loganiacées* (Gentianales, Takhtajan et Cronquist)

Malgré les grandes ressemblances macromorphologiques entre les Spigeliées-Loganiacées et les Hedyotidées-Rubiacées, certains *Canthium* (Vangueriées-Rubiacées) et les *Strychnos* (Strychnées-Loganiacées), malgré le genre *Gaertnera* souvent classé dans les Loganiacées et attribué maintenant aux Psychotriées-Rubiacées, malgré la présence dans ces 2 familles d'espèces accumulatrices d'Aluminium, les grains de pollen semblent être très différents (Punt & Leenhouts, 1967).

Il faudra attendre de posséder une vue plus large des grains de pollen des Rubiacées pour nous faire une opinion. Rappelons toutefois l'analyse d'Erdtman, 1966 : « Des grains de pollen ± semblables à ceux des Loganiacées sont trouvés dans les Rubiacées ».

• Deux autres familles dans les Gentianales de Takhtajan : les Menyanthacées et les Dialypetalanthacées.

— *Les Menyanthacées*

Nilsson (1973) met l'accent sur la forte ressemblance de certains grains de pollen de Menyanthacées avec certains de Gentianacées ; nous venons, nous-même, de relever certains points communs entre Rubiacées et Gentianacées, mais les Gardéniées que nous avons étudiées ne semblent pas se rapprocher des Menyanthacées.

— *Les Dialypetalanthacées*

« D'affinités obscures. Probablement reliées aux Loganiacées et aux Rubiacées » d'après Takhtajan (1980), ne comprennent qu'une espèce dans le seul genre *Dialypetalanthus* du Brésil (Genre qui a été très longtemps classé parmi les Rubiacées). Nous étudierons prochainement cette espèce (MEB, MET), celle-ci n'a été vue, à notre connaissance, que par Erdtman pour Occhioni et Rizzini (1952), créateurs de la famille.

• Pour Takhtajan, les Astéridées dérivent des Rosidées par les Cornales.

Parmi les Cornales, 2 familles ont été souvent rapprochées des Rubiacées : les Alangiacées et les Cornacées.

— *Les Alangiacées* ont été rapprochées des Rubiacées par la découverte chez *Alangium salviifolium* d'alcaloïdes spécifiques à certaines Rubiacées (Hegnauer, 1965, 1966), par la similitude de certains détails de la structure florale (Eyde, 1968) et par leur nombre chromosomique de base (= 11) ; ce nombre trouvé chez une espèce d'*Alangium* (Darlington & Wylie, 1955) est uniforme pour les Gardéniées de l'Ancien Monde (F. Hallé, 1966).

Du point de vue palynologique, Lobreau-Callen (1978) relève de nombreux points communs dans les types aperturaux et l'ultrastructure de l'exine chez ces 2 familles. La structure de l'exine des grains clavés des Alangiacées et des Rubiacées présente, d'après Lobreau-Callen, des rapports avec la structure des Euphorbiacées, elle rapproche ainsi ces 2 familles du groupe des Dillenniidées. On ajoutera qu'Alangiacées, comme Rubiacées possèdent, d'après Vogel (1979), des germinations de type « *Macaranga* » (Euphorbiacées).

Source : MNHN, Paris

— *Les Cornacées*

Cornacées et Rubiacées ont le même indice (= 67) dans l'échelle de Sporne (1949). Dans leur approche sérologique de la systématique des Rubiacées et des familles affines, Lee & Fairbrothers (1978) font la revue des informations tirées de la morphologie de l'appareil végétatif, de la morphologie de l'appareil reproducteur, de l'anatomie de l'appareil végétatif, de l'anatomie de l'apparcil reproducteur, de la palynologie, de la distribution écologique, de la cytologie et de la chimie et soulignent la similitude des Rubiacées et des Cornacées.

Du point de vue palynologique cette famille est bien connue, les études les plus récentes sont celles de Ferguson, 1977 (bibliographie des études antérieures dans cet article) et Ferguson & Hideux, 1978.

Nous pouvons souligner les nombreuses ressemblances entre les grains de pollen simples de certaines Gardéniées étudiées ici (colporée sans annulus avec endoaperture en forme de francisque) avec le type *Mastixia* décrit par Ferguson (1977) : *Mastixia* possède des grains de pollen bréviaxes, tricolporés (ECA = sillon, ENA = endoaperture en H, sans lamellations bien définies de l'endexine autour de l'aperture) avec un tectum partiel perforé et une surface interne granuleuse. *Mastixia* est le seul genre de Cornacées qui soit trés fortement accumulateur d'Aluminium (comme de nombreuses Rubiacées) et ce genre semble être considéré comme le plus primitif du groupe (rapprochement des formes primitives des 2 familles). Les tétrades rencontrées parmi les Cornacées ne ressemblent pas à celles des Rubiacées.

• Cronquist pense aux Rosales comme intermédiaires entre Astéridées et Rosidées.

— Parmi les Rosales (sensu Cronquist, 1981) nous avons déjà évoqué les Dialypétalanthacées.

— Nous trouvons parmi les Saxifragacées s.l. Hideux & Ferguson, 1976, dans les tribus ligneuses les plus primitives quelques formes comparables aux Gardéniées.

Il est à noter que Plouvier (1965) a mis en évidence chez *Escallonia* un asperuloside, hétéroside peu commun qui est répandu uniquement chez les Rubiacées.

Nous rapprocherons *Forgesia borbonica* (Escalloniacées), genre monospécifique, endémique des Iles de La Réunion et Maurice, qui a un pollen tricolporé bréviaxe (P/E = 0,90 ; subcirculaire en vue équatoriale ; ECA = sillon méridien court ; ENA = elliptique, allongée dans le sens équatorial ; pas de pli apertural, ni d'épaississement médian très marqué de l'endexine, tectum partiel perforé, surface interne de l'endexine finement granuleuse, même ordre de grandeur de taille), de *Porterandia cladantha* (Rubiacées).

Valdivia gayana (Escalloniacées), genre monospécifique de Chili, a un type pollinique très voisin.

Dans le groupe des Escalloniacées se trouve aussi *Carpodetus* (*C. serratus*), possédant une tétrade tétraédrique calymmée, qui peut être rapprochée du genre *Basanacantha* (Rubiacées américaines). (Apertures disposées selon la loi de Fischer, tectum complet, courtes columelles, surface interne lisse, même ordre de grandeur de taille, les monades de *Carpodetus* sont tricolporées avec costae, tandis que celles de *Basanacantha* sont triporées avec annulus).

Parmi les Escalloniacées, Hideux & Ferguson décrivent des endoapertures complexes pour certains genres (*Abrophyllum ornans*, *Cuttsia viburnea*), endoapertures en forme de H, pouvant être comparées aux endoapertures en forme de francisque.

Ces endoapertures en H se trouvent aussi parmi les Cunoniacées (*Aistopetalum*, *Vesselowskya*, etc... Hideux & Ferguson, 1976) et les Hydrangeacées (*Fendlerella*, ... Hideux & Ferguson, 1976). Notons qu'il a été signalé des espèces accumulatrices d'Aluminium dans ces 2 groupes (Plouvier, 1977).

Nous remarquons ici aussi, comme pour les relations avec les Cornacées, que les affinités notées entre les 2 familles semblent exister au niveau des groupes primitifs.

Ces affinités viennent confirmer l'opinion de Takhtajan (1980) qui affirme que les Rubiacées dérivent d'une souche parmi les Saxifragales.

Source : MNHN, Paris

Nous n'avons pas envisagé, dans cette trop brève étude, les relations pouvant exister avec les autres Rosales (sensu Cronquist).

• Nous traiterons plus brièvement des Araliacées et des Ombellifères classées dans les Ombellales par Bessey avec les Cornacées déjà considérées. De ces Ombellales seraient dérivées les Rubiales (Bessey, 1915).

— *Les Araliacées*, comptant environ 700 espèces presque exclusivement tropicales, ne sont encore que très partiellement connues du point de vue palynologique.

Parmi les Araliacées primitives, le genre *Plerandra* (Tseng, 1973) (pollen simple ; ECA = sillons ; ENA = sillons allongés dans le sens équatorial ayant tendance à se rejoindre) rappelle par son système apertural :

• les *Pentas* (Rubiacées-Hedyotidées),

• certaines Ombellifères comme le *Xanthosia montana* rapproché de *Francoa sonchifolia* (Francoacées, Hideux & Ferguson, 1976) et de *Greyia radlkoferi* (Greyiacées, Hideux & Ferguson, 1976) par Cerceau-Larrival (1980),

• l'*Actinotus leucocephala* (Cerceau-Larrival, 1980) comparable à *Tetilla hydrocotylaefolia* (Francoacées, Hideux & Ferguson, 1976),

• les *Hacquetia, Sanicula, Alepidea* et les *Eryngium* américains (Ombellifères, Cerceau-Larrival, comm. pers.),

• et certaines Apocynacées.

Tseng (1971) décrit une endoaperture en H dans le genre *Tetraplasandra* à pollen simple légèrement longiaxe. Deux espèces plus spécialisées *T. waialealae* et *T. waimeae* semblent avoir une strate additionnelle (nexine 3 ?).

Tseng (1973) étudiant *Tupidanthus calyptratus* (pollen simple longiaxe, ECA = sillon, ENA = elliptique allongée dans le sens équatorial), le rapproche des Hydrocotylées (Ombellifères) ; cette espèce peut aussi être rapprochée des pollens longiaxes décrits dans notre étude des Gardeniées (*Brenania*).

Tseng et Sroup (1978) étudient *Schefflera hoi* et *S. calyptrata* qui ont été rapprochés d'Hydrocotyle (Cerceau-Larrival, 1980). De plus, ce même auteur (C.-L., 1980) constate qu'il y a beaucoup de ressemblances entre l'Ombellifère *Centella asiatica* et une espèce de Cornacées : *Griselinia ruscifolia* (Ferguson, 1977 ; Ferguson & Hideux, 1978) qui est comparée aux Araliacées par Tseng (1980).

Parmi les Araliacées plus évoluées, le genre *Panax* (Bui, 1970) semble pouvoir être comparé à certaines Rubiacées trouvées dans des tribus plus évoluées.

Nous trouvons donc ici un certain nombre de ressemblances dans la morphologie pollinique de ces 2 familles (au niveau des apertures comme au niveau de la structure du tectum) qu'il sera intéressant de revoir quand celles-ci seront mieux étudiées.

— *Les Ombellifères* semblent pouvoir être comparées aux Rubiacées par certains caractères envisagés ci-dessus à propos des Araliacées.

Nous noterons toutefois que c'est parmi la sous-famille des Hydrocotyloïdées Drude = Azorelloïdées de Cerceau-Larrival, 1979 (Cerceau-Larrival, 1980), sous-famille souvent considérée comme la plus primitive des Ombellifères que nous envisagerons le plus de ressemblances avec les Gardéniées (surtout au niveau apertural : ectoaperture = sillon, endoaperture = elliptique, ou en forme de H, mais la structure de l'exine est généralement plus complexe et les grains de pollen ne sont jamais bréviaxes, mais très souvent équiaxes dans cette sous-famille).

Parmi les Hydrocotyloïdées, l'endoaperture en H de *Xanthosia rotundifolia* a été rapprochée par Cerceau-Larrival (1980) de celle des Crassulacées (Hideux, 1979) et de celle d'une Eremosynacées-Saxifragacées, *Eremosyne pectinata* (Hideux & Ferguson, 1976) et de celle des Cornacées (Ferguson, 1977).

Rappelons que par certaines particularités de la structure florale, les Saniculoïdées et les Apioï-

Source : MNHN, Paris

dées ont été rapprochées des Cornacées (*Benthamidia*) et des Rubiacées (*Cephaelis*) par Ronriguez, 1971. D'autre part, le nombre chromosomique de base 11 est très fréquent chez les Ombellifères, comme dans une Alangiacée, chez les Nyssacées, les Cornacées et les Rubiacées, mais des études chromosomiques plus poussées s'imposeraient avant de pouvoir faire des rapprochements sur ce caractère.

- Signalons que Tarnavschi et al. (1966) décrivent certains genres présents en Roumanie dans l'ordre des Rubiales (sensu Bessey = Rubiacées, Caprifoliacées, Adoxacées, Valérianacées, Dipsacacées), montrant le peu de ressemblance entre les Rubiacées et les autres familles de l'ordre.

Nous-même, nous n'envisagerons pas en détail les affinités avec ces familles. Nous devrons y revenir si nous élargissons nos observations aux autres tribus plus évoluées.

- Enfin, nous notons le rapprochement fait par Lobreau-Callen (1978) entre Rubiacées et certaines Aquifoliacées et Icacinacées.

En résumé, nous avons trouvé quelques affinités entre Gardéniées et certains genres primitifs dans les Rosidées (Cornacées, Saxifragacées s.l., Araliacées, Hydrocotyloïdées) confirmant l'hypothèse d'affinités ancestrales (au niveau Saxifragales) comme l'indique Takhtajan (1969, 1980). Vogel (1979) relève pour 25 genres répartis dans l'ensemble des Rubiacées (dont 2 Gardéniées : *Gardenia*, *Oxyanthus*) une germination de type « Macaranga » (type cotylédonaire rond), les plantules de *Schumanniophyton magnificum* (F. Hallé, 1966) présentent des cotylédons cordiformes. Les Rubiacées, d'aprés leurs affinités palynologiques et leur lignée cotylédonaire ronde, pourraient être intégrées au schéma proposé par Cerceau-Larrival (1979).

Nous avons aussi noté que les affinités avec les Dilleniinées ont été mentionnées par Lobreau-Callen (1978).

A l'intérieur du groupe des Astéridées-Gentianales, les affinités palynologiques les plus grandes ont été soulignées avec les Gentianacées.

7.2. D'aprés les caractéres phytodermologiques

Parmi les familles qui présentent des affinités avec les Rubiacées, dans les divers systèmes de classification envisagés, très peu furent l'objet d'études phytodermologiques récentes.

Travaux anciens

Nous résumons, par un tableau, les données de Metcalfe & Chalk (1950). (voir p. 96)

Pour ces mêmes auteurs, le type stomatique « rubiacé » se rencontre plus particulièrement dans les genres suivants :

Allamanda, *Carpodinus*, *Chilocarpus*, *Chonemorpha*, *Clitandra*, *Cylindropsis*, *Echites*, *Kopsia*, *Landolphia*, *Lepiniopsis*, *Michrechites*, *Parabarium*, *Plumeria*, *Strophanthus*, *Vinca*, *Willughbeia*, *Winchia* (Apocynacées) ; *Acanthopanax*, *Aralia*, *Astrotricha*, *Cheirodendron*, *Didymopanax*, *Echinopanax*, *Eremopanax*, *Fatsia*, *Gastonia*, *Mackinlaya*, *Nothopanax* (Araliacées) ; *Asclepias*, *Calotropis*, *Caralluma*, *Ceropegia*, *Cryptostegia*, *Glossonema*, *Hemidesmus*, *Hoya*, *Leptadenia*, *Marsdenia*, *Pentatropis*, *Pergularia*, *Periploca*, *Sarcostemma*, *Stephanotis*, *Tylophora* (Asclepiadacées) ; *Viburnum prunifolium* (Caprifoliacées) ; *Quintinia* (Escalloniacées) ; *Dichroa*, *Hydrangea* (Hydrangeacées) ; *Gelsemium*, *Strychnos* (Loganiacées) ; *Nyssa sylvatica* (Nyssacées) ; *Eryngium*, *Hydrocotyle* (Ombellifères) et dans *Theligonum*, seul genre des Théligonacées.

Travaux plus récents

Nous citerons ici les observations effectuées par Inamdar et al., 1969 (Araliacées), Patel et al., 1981b (Gentianacées et Menyanthacées), Pant et Kinway, 1969 (Gentianacées), Patel et al., 1981a (Loganiacées-Buddlejacées), Guyot, 1966, 1971a, 1978 (Ombellifères) et les derniers travaux de Moreau, 1981 (Saxifragacées et familles voisines, Crassulacées, Cunoniacées, Cornacées).

Source : MNHN, Paris

type anomocytique "renonculacé"	type anisocytique "crucifère"	type paracytique "rubiacé"
Adoxacées		
Alangiacées		
Apocynacées		Apocynacées
		Araliacées
Asclépiadacées (rare)	Asclépiadacées (rare)	Asclépiadacées
Caprifoliacées		Caprifoliacées (rare)
Cornacées		
Dipsacacées	Dipsacacées (rare)	
		Escalloniacées (rare)
Gentianacées	Gentianacées (rare)	
Hydrangeacées (rare)		Hydrangeacées (rare)
Loganiacées (rare)	Loganiacées	Loganiacées (rare)
		Nyssacées (rare)
Ombellifères		Ombellifères (rare)
Saxifragacées		
		Theligonacées
Valerianacées		

Inamdar et al. décrivent l'ontogénie des stomates de 3 espèces d'*Araliacées* : *Polyscias balfouriana* Bailey, *P. guilfoylei* Bailey et *P. guilfoylei* var. *victoriae* Bailey. Les stomates adultes sont en majorité anisocytiques, quelquefois paracytiques (type rubiacé) et rarement anomocytiques. Les stomates anisocytiques et paracytiques ont un développement de type mésogène, tandis que les anomocytiques sont périgènes.

Pour Patel et al. (1981b), les stomates adultes des *Gentianacées* sont anomocytiques, anisocytiques, paracytiques ou diacytiques. On relève la présence de stomates de type « rubiacé » sur les feuilles de *Centaurium roxburghii* (G. Don) Druce (19 %), *Enicostemma hyssopifolium* L. (9 %), *Exacum bicolor* Roxb. (29 %), *E. pedunculatum* L. (34 %), *E. pumilum* Griesld (47 %), *Gentiana acaulis* L. (58 %), *G. makinoi* Kusnezow (50 %), *G. septemfida* Pall. (45 %), *Hoppea dichotoma* Willd. (19 %). L'ontogénie des stomates anomocytiques est de type périgène, tandis que les anisocytiques, paracytiques et diacytiques sont mésogènes (ceci en accord avec les travaux antérieurs de Pant et Kidway, hormis pour le genre *Gentiana* qui présenterait d'après Pant et Kidwai un développement mésopérigène non confirmé par Patel et al.).

Source : MNHN, Paris

Chez les *Menyanthacées* les stomates adultes sont, pour la plupart, anomocytiques et très rarement paracytiques. On note la présence de 2 % de stomates de type « rubiacé » pour la feuille de *Nymphoides indica* (L.) Kuntze et aucun chez *Menyanthes trifoliata* L. Les stomates anomocytiques et paracytiques des Menyanthacées sont de type périgène. De par leurs observations phytodermologiques Patel et al. mettent l'accent sur le bien-fondé de la séparation Gentianacées-Menyanthacées.

Patel et al. (1981a) étudient la structure et le développement des stomates de quelques *Buddlejacées-Loganiacées* (2 genres, 7 espèces). Les stomates adultes sont anomocytiques, anisocytiques, paracytiques ou intermédiaires entre paracytiques et diacytiques. Les stomates anomocytiques sont périgènes, tandis que les autres sont mésogènes.

Les stomates des *Ombellifères* sont bien connus, les observations de Guyot portent sur l'ensemble de la famille. La comparaison des différents types stomatiques présents dans cette famille a permis d'établir entre eux les relations phylogéniques résumées dans le Tableau 1 (Guyot, 1966). Une étude comparative avec les types polliniques et les plantules a confirmé ces relations. Parmi les Ombellifères, le type stomatique tétracytique (type 7 de Guyot) se rencontre chez les *Eryngium* américains (Guyot, 1971) et chez *Xanthosia rotundifolia* DC., appartenant respectivement selon la classification de Cerceau-Larrival (1979) à la sous-famille des *Eryngioideae* et à la sous-famille des *Azorelloideae*, toutes deux sont de la lignée cotylédonaire ronde.

Le type bicytique paracytique (4) a été remarqué dans des espèces des 2 lignées cotylédonaires : ronde et longue.

Pour la lignée ronde, le type stomatique « rubiacé » est présent dans la sous-famille des *Azorelloideae* (*Hydrocotyle javanica* Thunb., *H. vulgaris* L.) et dans la sous-famille des *Steganotaenioideae* (*Cnidium dubium* (Schkur.) Thell., *C. venosum* L., *Dorema aucheri* Boiss., *Peucedanum altissimum* Thell., *P. officinale* L., *P. venetum* (Spengel) Koch, *P. verticillare* (L.) Koch ex DC., *Tordylium apulum* L., *T. maximum* L.).

Pour la lignée longue, le type stomatique 4 a été observé dans la sous-famille des *Hohenackerioideae* (*Aegopodium podagraria* L., *Agrocharis melanantha* Hochst., *Echinophora spinosa* L., *E. tenuifolia* L., *Lagoecia cuminoides* L., *Laserpitium gallicum* L., *L. latifolium* L., *L. siler* L., *Selinum carvifolia* (L.) L., *Szovitsia callicarpa* Fisch. & Mey.).

On peut aussi noter que certaines formes intermédiaires décrites dans ce mémoire se retrouvent chez les Ombellifères (6aα dans *Peucedanum*, Guyot, comm. pers.).

Le rapprochement Ombellifères-Rubiacées avait déjà été souligné par Vuillemin dans la discussion de la note de Vesque (1889) à propos des stomates bicytiques paracytiques d'*Hydrocotyle bonariensis*.

Les travaux les plus récents de Moreau (1981) sur les *Saxifragacées* et quelques familles affines (*Crassulacées*, *Cunoniacées*, *Cornacées*) ne confirment pas l'existence de stomates paracytiques cités antérieurement par divers auteurs pour les Cunoniacées (Dickison, 1975), pour *Vahlia digyna* — Saxifragacées (Inamdar et Patel, 1971), pour *Quintinia* — Escalloniacées (Metcalfe et Chalk, 1950) et pour *Dichroa*, *Hydrangea* — Hydrangeacées (Metcalfe et Chalk, 1950). Le type stomatique le plus évolué dans les taxons étudiés par Moreau est le type 6.

En résumé, parmi les études récentes sur les Gentianales (Takhtajan, 1980), nous avons la confirmation de l'existence du type stomatique « rubiacé » chez les Gentianacées, les Loganiacées et rarement chez les Menyanthacées.

Parmi les Ombellales (Bessey, 1915), ce même type stomatique a été observé chez les Araliacées, les Ombellifères (lignée ronde et lignée longue) mais pas chez les Cornacées.

Les Saxifragacées actuelles ne semblent pas avoir de stomates paracytiques (la relation Rubiacées-Saxifragales — Takhtajan, 1980 — n'est pas actuellement confirmée par l'étude phytodermologique de ces taxons).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Au cours de ce travail, nous avons cherché par l'étude du pollen, des stomates et de quelques données macromorphologiques, l'expression des tendances évolutives probables dans la tribu des Gardéniées.

L'étude palynologique a mis en évidence la valeur diagnostique des caractères suivants :

- dimensions du pollen,
- stéréostructure du tectum,
- types aperturaux,
- structure de l'endexine.

Ces caractères n'ont pas une valeur diagnostique d'importance égale pour les grains de pollen simples et pour les grains composés (généralement tétrades).

Pour les premiers (eumonades), ce sont l'augmentation de la longueur P de l'axe polaire (simultanément le rapport P/E tend vers 1) et la transformation progressive du type apertural « colporé » vers un type « poré » (vérifiant le schéma proposé par Van Campo (1976) sur les modèles de variations de l'aperture) qui présentent la plus grande signification évolutive. Préfigurant la situation existant à un rang taxinomique plus élevé, le genre *Rothmannia* présente toutes les associations ECA-ENA rencontrées chez les Gardéniées à l'exception des pollens pororés propres à *Pseudogardenia kalbreyeri*. De l'évolution ainsi suggérée par les dimensions et les apertures découle le schéma proposé dans le Tableau 5 où, pour le tectum, l'évolution résultante est la suivante :

tectum partiel perforé → tectum partiel réticulé à petit réseau → tectum partiel réticulé à large réseau.

Pour les tétrades, le type apertural est unique (pororé ou structure assimilable à une association de pores). Ainsi fixées à un niveau évolutif élevé par les types aperturaux, les tétrades ne présentent que des variations, d'amplitude restreinte, de leurs dimensions et de la stéréostructure du tectum. Les *Gardenia*, *Oxyanthus* plurispécifiques ont permis de mettre en évidence certaines corrélations entre caractères macromorphologiques (structure de l'ovaire, principalement) phytodermologiques et palynologiques et de développer les hypothèses suivantes :

la diminution de la valeur D (simultanément le rapport D/d tend vers 1) et l'évolution de la surface tectale : tectum partiel réticulé → tectum partiel perforé → tectum suprastructuré, marquent deux tendances évolutives des tétrades.

En nous ramenant à l'essentiel, la variation de taille mise à part, nous avons été conduite à élaborer une hypothèse sur le niveau évolutif des espèces basée :

— pour les grains de pollen simples : sur la variation de la structure aperturale,
— pour les grains de pollen composés : sur la variation de la structure tectale.

Ceci peut indiquer une différence de niveau évolutif : pollen simple — pollen composé, à l'image de ce qui existe au niveau des familles :

— Ombellifères, famille évoluée : peu de variation dans la structure de l'aperture, mais beaucoup dans celle du tectum (columelles digitées...).
— Saxifragacées, famille moins évoluée : variation essentiellement de la structure de l'aperture.

Source : MNHN, Paris

Nous trouvons pour la structure du tectum deux directions évolutives qui paraissent opposées, mais qui sont, peut-être, le résultat d'une évolution oscillante analogue à celle rencontrée pour la pollinisation des plantes à fleurs (alternativement anémophile et entomophile) ; de même, au cours de notre étude la connotation « primitive » des fleurs solitaires par rapport aux inflorescences (Hutchinson, 1964) semble être variable pour les Gardéniées ; d'où la nécessité de ne pas attacher un sens « primitif » ou « évolué » immuable à un état donné d'un caractère.

Pour tous les pollens de Gardéniées, et sans doute de Rubiacées, la structure de l'endexine nous paraît être un caractère primordial qui mériterait une étude spéciale sur sections ultrafines examinées en microscopie électronique par transmission.

Rappelons ici que la face interne de l'exine des Gardéniées, granuleuse chez les grains de pollen simples colpororés, est généralement lisse en dehors des apertures pour les grains pororés (composés ou simples).

De même qu'il est reconnu que les divers organes évoluent à des vitesses différentes, à l'échelle du pollen il faut noter une différence de vitesse dans la maturation du sporoderme : la zone aperturale aurait un retard de développement par rapport aux zones extraaperturales (Hideux, travaux d'ontogenèse récents, non publiés). Pour les Gardéniées à grains de pollen pororés : en dehors des apertures, surface interne de l'exine lisse ; zone périaperturale granuleuse.

De nos observations palynologiques des Gardéniées, il ressort que cette tribu présente une très grande diversité et ne peut être « circonscrite » aisément.

L'observation des stomates apporte, au même titre que celle des pollens, des informations sur les tendances évolutives plausibles entre les taxons. La comparaison des diagnoses stomatiques nous a permis principalement d'émettre des hypothèses sur le niveau évolutif des genres.

Au niveau infragénérique, il est plus difficile d'envisager des relations entre espèces par la seule étude des stomates.

L'étude des stomates de Gardéniées a confirmé la prédominance du type Rubiacé (4'-4") mais aussi mis en évidence une grande variété de formes stomatiques résultant de la modification de l'orientation des mitoses au cours des divisions successives (Tableau 8), la tendance générale étant à la réalisation d'une division paraméristique lors de la formation de la cellule-mère du stomate. Ce caractère explique sans doute que le type stomatique rubiacé soit longtemps resté synonyme de bicytique paracytique mésogène.

Dans la réalité, en prenant en compte les divisions antérieures de la cellule méristémoïde, il apparaît une grande diversité de types rubiacés.

Les Gardéniées (Cinchonoïdées de Verdcourt, 1958) possèdent principalement des formes stomatiques de type « dolabrate » (en accord avec Bahadur et al.), mais il est à remarquer que certaines formes secondaires et leurs variantes (6a, 6aα, ...), de type « trilabrate », se rencontrent aussi chez certaines espèces.

Bahadur et al. soulignaient déjà que les espèces étudiées dans les tribus des Gardéniées, Coffées... bien qu'appartenant aux Cinchonoïdées de Verdcourt présentaient des stomates « trilabrate » et rappelaient que ces tribus avaient été isolées dans les Ixoroïdées par Bremekamp (1966).

La présence simultanée des formes stomatiques de type « dolabrate » et de type « trilabrate » peut s'expliquer si nous admettons avec F. Hallé (1966) que les Gardéniées sont à la base des Rubiacées.

Du point de vue phytodermologique, comme précédemment après nos observations palynologiques, nous avons des difficultés à caractériser précisément cette tribu.

L'ensemble de notre étude (palynologie et phytodermologie) des Gardéniées, étayée par quelques caractères macromorphologiques à signification évolutive (le plus important pour nous étant la simplification du gynécée), nous a conduite à interpréter les relations entre les genres étudiés selon le tableau récapitulatif (Tableau 11).

Source : MNHN, Paris

L'analyse cladistique précédée de l'analyse phénétique du genre *Rothmannia* rend possible la construction d'un arbre évolutif hypothétique qui tient compte de l'évolution d'un certain nombre de caractères phénétiques dont la signification diagnostique a été mise en évidence. Bien entendu, cet arbre ne peut pas être considéré comme représentant l'arbre « vrai » du genre *Rothmannia*, mais peut aider à l'élaboration d'une synthèse du genre étudié. Deux méthodes d'analyse numérique cladistique, qui, à notre connaissance, n'ont pas été encore employées par les botanistes taxinomistes et systématiciens français, ont été décrites et comparées. A notre sens la méthode de l'arbre de WAGNER est préférable à la méthode de compatibilité de caractères de MEACHAM. Sa principale supériorité réside dans la stabilité de l'arbre obtenu vis-à-vis des données prises en compte.

Les grains de pollen et les stomates des espèces de la tribu des Gardéniées observés ici dans le cadre restrictif du Gabon, pourront être examinés et comparés pour des espèces de provenances diverses.

Le pollen de certaines espèces devra être observé plus en détail en employant un moyen d'investigation (M.E.T.) qui permette d'apprécier la structure de l'endexine.

Du fait de l'absence de fossiles, une étude ontogénique du pollen ou des stomates serait intéressante pour confirmer les tendances évolutives, mais difficile à réaliser pour une tribu exclusivement tropicale.

En outre, cette tribu très diversifiée n'est que très peu connue de sorte qu'il est impossible d'établir toutes les corrélations souhaitables (chromosomes, anatomie, etc...).

Enfin, on devra envisager d'étendre notre étude palynologique et phytodermologique aux autres tribus des Rubiacées, afin de suivre les voies empruntées par ces 2 éléments : pollen et stomate.

La tribu des Gardéniées n'a pas pu être définie d'une manière homogène, ni par ses caractères palynologiques, ni par ses caractères stomatiques.

De même, l'hétérogénéité de cette tribu avait été mise en relief par N. HALLÉ dans la flore du Gabon, qui, pour les caractères macromorphologiques, n'avait pas proposé de clé des genres et remarquait : « une telle clé se heurte à des difficultés qui tiennent sans doute au caractère archaïque de la tribu ».

La tribu des Gardéniées nous apparaît comme une sorte de « creuset » où un grand nombre de caractères existent, difficiles à corréler entre eux. Nos observations semblent corroborer la thèse de F. HALLÉ sur la position des Gardéniées parmi les Rubiacées selon laquelle : « cette tribu donne l'image du groupe originel où se sont manifestées pour la première fois les structures définissant la famille des Rubiacées ».

Du fait même de cette position parmi les Rubiacées, cette tribu nous a permis d'appréhender les relations pouvant exister entre Rubiacées-ASTÉRIDÉES et les familles moins évoluées dans les ROSIDÉES notamment.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

Abadie, M. et Keddam-Malplanche, M., 1975. — Étude au microscope par transmission du sporoderme de deux espèces de *Rubiaceae*. *Soc. Bot. Fr., Coll. Palynologie*, 122.

Adanson, M., 1763. — Familles des Plantes.

Anderson, W. R., 1972. — A monograph of the genus *Crusea* (*Rubiaceae*). *Mem. New York Bot. Gard.* 22 : 1-128.

Bahadur, B., Rajogopal, T. et Ramayya, N., 1971. — Studies on the structural and developmental variation and distribution of stomata in the *Rubiaceae*. *Bot. J. Linn. Soc.*, 64 : 295-310.

Bessey, C. E., 1915. — The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 2 : 109-164.

Blackmore, S., 1982. — Palynology of subtribe *Scorzonerinae* (*Compositae* : *Lactuceae*) and its taxonomic significance. *Grana* 21 : 149-160.

Bremekamp, C. E. B., 1954. — Les sous-familles et les tribus des Rubiacées, Rapp. & Comm. Sections 2, 4, 5, 6, 8e Congrès Botanique Paris : 113-114.

Bremekamp, C. E. B., 1957. — On the position of *Platycarpum* Humb. et Bonpl., *Henriquezia* Spruce ex Bth. and *Gleasonia* Standl., *Acta Bot. Neerl.* 6 : 351-377.

Bremekamp, C. E. B., 1966. — Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceae*. *Acta Bot. Neerl.* 15 : 1-33.

Bridson, D. M. et al., 1980. — *Phellocalyx*, a new tropical african genus in the *Rubiaceae* (*Gardenieae*). *Kew Bull.*, 35 (2) : 315-322.

Brooks, J. et Shaw, G., 1978. — Sporopollenin : a review of its chemistry, palaeochemistry and geochemistry. *Grana* 17 : 91-97.

Bui, N. S., 1970. — Contribution palynologique à l'étude du genre *Panax* L. (*Araliaceae*). *Pollen et Spores* 12 : 5-19.

Cauwet-Marc, A. M. et al., 1978. — Contribution pluridisciplinaire à la connaissance du genre *Bupleurum* L. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la Systématique »* : 623-652.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1962. — Plantules et pollens d'Ombellifères. Leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse Doct. d'État. Paris. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. B, 14 : 1-166.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1971. — Plantules et pollens dans le genre *Eryngium* L. Relations avec la Biogéographie. *C. R. Somm. Séanc. Soc. Biogéogr.* 424 : 104-112.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1973. — Corrélations de caractères pour une étude biologique du genre *Eryngium* L. *C. R. 96e Congr. Nat. Socs. Sav., Toulouse, 1971, Sciences* 5 : 451-477.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1979. — Intérêt de l'ontogénie pour la classification évolutive d'une famille : série foliaire des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 126, Actual. Bot. 3 : 39-53.

Cerceau-Larrival, M.-Th., 1980. — *Umbelliferae* : *Hydrocotyloideae-Hydrocotyleae*. In : *World Pollen and Spore-Flora* 9 : 1-33. The Almqvist & Wiksell Periodical Company, Stockholm.

Cerceau, M.-Th. et al., 1970. — Cassure du pollen par les ultrasons pour l'étude structurale de l'exine au microscope électronique à balayage. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 270 : 66-69.

Cerceau, M.-Th. et al., 1975. — Structure et terminologie de la paroi sporopollinique-Résolutions adoptées. *Soc. Bot. Fr., Coll. Palynologie*, t. 122 : 85-87.

Source : MNHN, Paris

Cousin, M.-Th., 1979. — Tapetum and pollen grains of *Vinca rosea* (*Apocynaceae*). Ultrastructure and investigations with scanning electron microscope. *Grana* 18 (2) : 115-128.

Cronquist, A., 1981. — An integrated system of Classification of flowering plants. New York, 1262 pages.

Dan Dicko-Zafimahova, L., 1978. — Ultrastructure des parois des pollinies de *Calotropis procera* (Ait.) Ait. f. (*Asclepiadaceae*). *Adansonia*, sér. 2, 17 (4) : 455-463.

Dan Dicko-Zafimahova, L., 1980. — Étude ontogénique de la pollinie de *Calotropis procera* (*Asclepiadaceae*). Apport de la microscopie photonique. *Grana* 19 : 85-98.

Dan Dicko-Zafimahova, L. et Audran, J.-C., 1981. — Étude ontogénique de la pollinie de *Calotropis procera* (*Asclepiadaceae*). Apports préliminaires de la microscopie électronique. *Grana* 20 : 81-99.

Darlington, C. D. et Wylie, A. P., 1955. — Chromosome Atlas of flowering Plants. 2d. ed, 520 p., George Allen & Unwin, Ltd.

Dickison, W. C., 1975. — Leaf anatomy of *Cunoniaceae*. *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 275-294.

Dilcher, D. L., 1974. — Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 (1) : 1-157.

Engler, A., 1964. — Syllabus der Pflanzenfamilien. Melchior ed.

Erdtman, G., 1943. — An introduction to pollen analysis. Waltham.

Erdtman, G., 1948. — Did dicotyledonous plants exist in early Jurassic times ? *Geol. Fören. Stockh. Förh.* 70 : 265.

Erdtman, G., 1952. — Pollen morphology and plant taxonomy, Angiosperms. Almquist et Wiksell, Stockholm.

Erdtman, G., 1960. — The acetolysis method. A revised description. *Svensk. Bot. Tidskr.* 54 : 561-564.

Erdtman, G., 1966. — Pollen morphology and plant taxonomy (éd. 1952 + additifs).

Erdtman, G., 1969. — Handbook of palynology. Munksgaard, Copenhagen.

Erdtman, G. in Keay, R. W. J., 1958. — *Randia* and *Gardenia* in West Africa. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 28 (1) : 15-72.

Estabrook, G. F. et Anderson, W. R., 1979. — An estimate of phylogenetic relationships within the genus *Crusea* (*Rubiaceae*) using character compatibility analysis. *Syst. Bot.* 3 : 179-196.

Eyde, R. H., 1968. — Flowers, fruits and phylogeny of *Alangiaceae*, *J. Arn. Arb.* 49 (2) : 167-192.

Faegri, K., 1956. — Recent trends in palynology. *Bot. Review* 22 (9).

Faegri, K. et Iversen, J., 1950. — Text-book of modern pollen analysis. Munksgaard, Copenhagen.

Faegri, K. et Iversen, J., 1975. — Text-book of modern pollen analysis. 3rd ed. Munksgaard, Copenhagen.

Farris, J. S., 1970. — Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19 : 83-92.

Ferguson, I. K., 1977. — *Cornaceae*. In : *World Pollen and Spore-Flora* 6 : 1-34. The Almquist & Wiksell Periodical Company, Stockholm.

Ferguson, I. K. et Hideux, M., 1978. — Some aspects of the pollen morphology and its taxonomic significance in *Cornaceae* s.l. *IV Intern. Conf. Palynol., Lucknow 1976*, 1 : 240-249.

Fischer, H., 1890. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. Thèse, Breslau.

Florin, R., 1933. — Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. *K. Svensk. Vet. Akad. Handl.* 12 : 1-134.

Francey, P., 1936. — Étude de l'appareil stomatique chez les Dicotylédones dans un but taxonomique. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 59 : 1-12.

Fryns-Claessens, E. et Van Cotthem, W., 1973. — A new classification of the ontogenic types of stomata. *Bot. Review* 39 : 71-138.

Genermont, M., 1980. — Trois conceptions modernes en taxinomie : taxinomie cladistique, taxinomie évolutive, taxinomie phénétique. *Ann. Biol.* 19 (1) : 19-40.

Gorenflot, R., 1971. — Intérêt taxonomique et phylogénique des caractères stomatiques (application à la tribu des Saxifragées). *Boissiera* 19 : 181-192.

Gray, J., 1965. — Techniques in Palynology : J. Gray coordinator. In : Handbook of paleontological techniques, San francisco, London, Freeman and Co. : 530-587.

Source : MNHN, Paris

GUNDERSEN, A., 1950. — Families of Dicotyledons. Waltham, Mass.

GUYOT, M., 1965. — Les types stomatiques et la classification des Ombellifères. *C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 260 : 3739-3742.

GUYOT, M., 1966. — Les stomates des Ombellifères. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 113 (5-6) : 244-273.

GUYOT, M., 1970. — Action de la colchicine sur la différenciation des cellules stomatiques. *Colloque de cytologie expérimentale.* Nov. 1969, in *Soc. Bot. France* 117 : 229-238.

GUYOT, M., 1971a. — Phylogenetic and systematic value of stomata of the *Umbelliferae*. In : The Biology and Chemistry of the Umbelliferae. *J. Linn. Soc.*, Bot. 64 (1) : 199-214.

GUYOT, M., 1971b. — Types stomatiques et biogéographie du genre *Eryngium*. *C. R. Soc. Biogéogr.* 424 : 113-125.

GUYOT, M., 1978. — Intérêt des études de Phytodermologie dans la famille des Ombellifères. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères, Perpignan 1977, « Contributions pluridiciplinaires à la systématique »* : 133-148.

GUYOT, M. et al., 1980. — Corrélations entre types stomatiques et types polliniques dans la tribu des Caucalidées (Ombellifères), *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 4e sér., 1980, section B*, nº 4 : 341-385.

HALLÉ, F., 1962. — Un type d'organisation remarquable : *Schumanniophyton problematicum* (A. Chev.) Aubr. (*Rubiaceae-Gardeniae*). *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 254 : 4333-4335.

HALLÉ, F., 1962. — Biologie et position taxonomique du genre *Atractogyne* (L.) Pierre (*Bubiaceae*). *Adansonia* 2 (2) : 309-321.

HALLÉ, F., 1966. — Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (Rubiacées). Thèse (Abidjan).

HALLÉ, F. et OLDEMAN, R. A. A., 1970. — Essai sur l'architecture des Arbres tropicaux. Masson éd.

HALLÉ, N., 1968. — *Monosalpinx* N. Hallé, nouveau genre de Gardéniées d'Afrique, voisin de *Didymosalpinx* Keay *emend.* N. Hallé (Rub.). *Adansonia*, sér. 2, 8 (3) : 367-372.

HALLÉ, N., 1970. — Rubiacées (2e partie). *Flore du Gabon* 17, 335 p.

HEGNAUER, R., 1965. — Chemismus und systematische stellung der *Cornaceae* : 235-246. In : *Beiträge zur Biochemie und Physiologie von Naturstoffen.* Festschrift Kurt Mothes zum 65. Geburtstag. G. Fischer, Iena.

HEGNAUER, R., 1966. — Comparative phytochemistry of alkaloids : 211-230. In : T. Swain, ed., Comparative phytochemistry, Academic Press. New York.

HICKEY, L. J. et DOYLE, J. A., 1977. — Early cretaceous fossil evidence for Angiosperm evolution. *The Bot. Rev.* 43 (1) : 3-104.

HIDEUX, M., 1972. — Techniques d'étude du pollen au MEB : effets comparés des différents traitements physico-chimiques, *Micron* 3 : 1-31.

HIDEUX, M., 1977. — Traitement numérique des données palynologiques à des fins taxinomiques. *Grana* 16 : 85-97.

HIDEUX, M., 1979. — Le pollen. Données nouvelles de la microscopie électronique et de l'informatique. Structure du sporoderme des Rosidae-Saxifragales, étude comparative et dynamique. Thèse, Paris-Sud. Agence de Coopération Culturelle et Technique, 1979.

HIDEUX, M. et FERGUSON, I. K., 1976. — The stereostructure of the exine and its evolutionary significance in *Saxifragaceae* s.l. In : The evolutionary significance of the exine (I. K. Ferguson & J. Muller, Ed.). Acad. Press, London, *Linn. Soc. Symp.* ser. nº 1 : 327-377.

HIDEUX, M. et MAHÉ, J., 1977. — Traitement par la taxinomie numérique de données palynologiques : Saxifragacées ligneuses australes. *Rev. Gén. Bot.* 84 : 21-60.

HUL THOL, S. et HIDEUX, M., 1977. — Taxonomie du genre *Pterolobium* (*Caesalpiniaceae*) avec traitement numérique des caractères macromorphologiques et palynologiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 3e sér., 33 (502) : 129-166.

HUMBERT, C., 1977. — Recherches sur la différenciation des stomates. *Rev. Gén. Bot.* 84 : 241-304.

HUMBERT, C. et GUYOT, M., 1969. — Action de la colchicine sur le développement des stomates paracytiques. *Bull. Soc. Bot. France* 116 : 301-310.

Source : MNHN, Paris

HUTCHINSON, J., 1959. — The families of flowering plants. 2nd ed., vol. 1, Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.

HUTCHINSON, J., 1964. — The genera of flowering plants (Angiospermae). Dicotyledones. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.

INAMDAR, J. A. et al., 1969. — Development of normal and abnormal stomata in some *Araliaceae*. *Ann. Bot.* 33 (129) : 67-73.

INAMDAR, J. A. et PATEL, R. C., 1971. — Structure and Development of trichomes, stomata and systematic position of *Vahlia digyna* (Retz.) O. K. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 17 (3-4) : 361-369.

JUSSIEU, A. L. (de), 1789. — Genera Plantarum : 196-210.

KEDDAM-MALPLANCHE, M., 1980. — Contribution à l'étude de la morphologie des pollens de Gardéniées (Rubiacées). D. E. A. Paris, oct. 1980 : 52 p., 6 pl.

KEDDAM-MALPLANCHE, M., 1983. — Contributions palynologique et phytodermologique à l'étude des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Thèse de 3e cycle, Orsay, juin 1983 : 268 p., 32 tabl., 18 pl.

KOOIMAN, P., 1971. — Ein phytochemischer Beitrag zur Lösung des Verwandtschaftsprobleme der *Theligonaceae*. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 119 : 395-398.

KREMP, G. O. W., 1965. — Morphologic Encyclopedia of Palynology. Univ. of Arizona Press. Tucson.

KUPRIANOVA, L. A., 1966. — A tentative code of ancient and derivative characters of pollen grains of Angiosperms. *The Palaeobotanist* 15 : 35-37.

LEE, Y. S. et FAIRBROTHERS, D. E., 1978. — Serological approaches to the systematics of the *Rubiaceae* and related families. *Taxon* 27 (2, 3) : 159-185.

LEROY, J.-F., 1973. — Sur l'organisation et le mode de développement d'un très remarquable ensemble naturel de Rubiacées-Gardéniées de Madagascar. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 277 (22 octobre 1973) : 1657-1659.

LEROY, J.-F., 1974. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar. Les genres *Mantalania* et *Pseudomantalania* (Gardéniées). *Adansonia* 14 (1) : 29-52.

LEWIS, W. H., 1965. — Pollen morphology and evolution in *Hedyotis* subgenus *Edrisia* (*Rubiaceae*). *Amer. Journ. Bot.* 52 (3) : 257-264.

LOBREAU-CALLEN, D., 1978. — L'aperture composée des *Rubiaceae*. *Ann. des mines de Belgique*, 2e livraison : 167-173.

LUERSSEN, C., 1869. — Zur controverse über die Einzelligkeit oder Mehrzelligkeit des Pollens der Onagrarieen, Cucurbitaceen und Corylaceen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.* 7 : 34-60.

MANDENOVA, I. P. et al., 1978. — Contribution à l'étude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. *Actes du 2e Symp. Int. sur les Ombellifères, Perpignan, 1977, « Contributions pluridisciplinaires à la systématique »* : 675-725.

MARCEAU, L., 1969. — Effets sur le pollen des ultra-sons de basse fréquence. *Pollen et Spores*, vol. XI, n° 1 : 147-164.

MEACHAM, C. A., 1981a. — A probability measure for character compatibility. *Math. Biosci.* 57 : 1-18.

MEACHAM, C. A., 1981b. — A manual method for character compatibility analysis. *Taxon* 30 (3) : 591-600.

METCALFE, C. R. et CHALK, L., 1950. — Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press edit., Oxford t. I et II (2e ed., 1957).

MITRA, K., 1969. — Pollen morphology and identification of *Gardenieae*. In *J. Sen Memorial Volume, Bot. Soc. Bengal* edit. : 223-228.

MOREAU, F., 1981. — Contribution phytodermologique à la systématique des Saxifragacées, et de quelques familles voisines. Thèse, Université Paris-Sud, centre Orsay.

NILSSON, S., 1964. — On the pollen morphology in *Lomatogonium* A. Br. *Grana* 5 : 298-329.

NILSSON, S., 1967a. — Pollen morphological studies in the *Gentianaceae-Gentianinae*. *Grana* 7 : 46-145.

NILSSON, S., 1967b. — Notes on pollen morphological variation in *Gentianaceae-Gentianinae*. *Pollen et Spores* 9 : 49-58.

NILSSON, S., 1968. — Pollen morphology in the genus *Macrocarpaea* (*Gentianaceae*) and its taxonomical significance. *Svensk Bot. Tidskr.* 62 : 338-364.

Source : MNHN, Paris

NILSSON, S., 1970. — Pollen morphological contributions to the taxonomy of *Lisianthus* L. s.l. (*Gentianaceae*). *Svensk Bot. Tidskr.* 64 : 1-43.

NILSSON, S., 1973. — *Menyanthaceae.* In : *World Pollen and Spore-Flora* 2. The Almquist & Wiksell Periodical Company, Stockholm.

NILSSON, S. et VAN CAMPO, M., 1978. — Pollen morphological studies in the *Apocynaceae* with special reference to fine structure. *IV Int. Palynol. Conf. Lucknow (1976-77)* 1 : 250-254.

OCCHIONI, P. et RIZZINI, C. T., 1952. — *Dialypetalanthaceae, Rodriguesia* 27 : 181-183.

OLDFIELD, F., 1959. — The pollen morphology of some of the west european ericales. *Pollen et Spores*, vol. I n° 1 : 19-48.

PANT, D. D. et KIDWAI, P. F., 1969. — Ontogeny of stomata in some *Gentianaceae. Bot. J. Linn. Soc.* 62 (1) : 71-76.

PANT, D. D. et MEHRA, B., 1964. — Ontogeny of stomata in some *Ranunculaceae, Flora* 155 : 179-188.

PANT, D. D. et MERRA, B., 1965. — Ontogeny of stomata in some *Rubiaceae. Phytomorphology* 15, n° 3 : 300-310.

PATEL, J. D., 1979. — A new morphological classification of stomatal complexes. *Phytomorphology* 29 (3-4) : 218-229.

PATEL, R. C. et al., 1981a. — Structure and development of stomata in some *Buddlejaceae. Feddes Repert* 92 (7-8) : 527-534.

PATEL, R. C. et al., 1981b. — Structure and ontogeny of stomata in some *Gentianaceae* and *Menyanthaceae* complex. *Feddes Repert.* 92 (7-8) : 535-550.

PAYNE, W. W., 1970. — Helicocytic and allelocytic stomata : unrecognized patterns in the Dicotyledonae. *Amer. J. Bot.* 57 : 140-147.

PAYNE, W. W., 1979. — Stomatal patterns in embryophytes : their evolution, ontogeny and interpretation. *Taxon* 28 (1, 2, 3) : 117-132.

PLOUVIER, V., 1967. — Études chimiotaxinomiques sur les Saxifragacées. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mém.*, 1965 : Colloque de chimiotaxinomie, publ. 1967 : 150-161.

PLOUVIER, V., 1978. — Ombellifères et familles voisines : leurs analogies et leurs distinctions chimiques. *Act. 2e Symp. Intern. sur les Ombellifères, Perpignan*, 1977. « *Contributions pluridisciplinaires à la systématique* » : 535-548.

PORTO, M. L. et MARIATH, J. E. A., 1975. — Taxonomia numérica de algumas entidades do gênero *Relbunium* (Endl.) Hook Fil. (*Rubiaceae*). *Iheringia*, Série Botânica, n. 20 : 3-16.

POTONIE, R., 1934. — Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. I : zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. *Arb. Inst. f. Palãobot. u Petrogr. d. Brennsteine* 4 : 5-24.

PRAGLOWSKI, J., 1973. — The pollen morphology of the *Theligonaceae* with reference to taxonomy. *Pollen et Spores* 15 (3-4) : 385-396.

PUNT, W. et LEENHOUTS, P. W., 1967. — Pollen morphology and taxonomy in the *Loganiaceae. Grana* 7 (2-3) : 469-516.

PUNT, W. et NIFNHUIS, W., 1976. — *Gentianoceae. Rev. Palaeobot. Palynol.* 21 : 89-123.

RAJ, BHOJ, 1961. — Pollen morphological studies in the *Acanthaceae. Grana* 3 : 3-104.

RASMUSSEN, H., 1981. — Terminology and classification of stomata and stomatal development — a critical survey. *Bot. J. Linn. Soc.* 83 (3) : 199-212.

REITSMA, Tj., 1969. — Size modifications of recent pollen grains under different treatments. *Rev. Palaeobot. Palyn.* 9 : 175-202.

REITSMA, Tj., 1970. — Pollen morphology of the *Alangiaceae. Rev. Palaeobot. Palyn.* 10 : 249-332.

RICHARD, A., 1830. — Mémoire sur la famille des Rubiacées. 224 p., 15 pl.

ROBBRECHT, E., 1980. — The *Hypobathreae* (*Rubiaceae-Ixoroideae*). 1. Delimitation and division of a new tribe, *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 50 : 69-77.

ROBBRECHT, E., 1982. — Pollen morphology of the tribes *Anthospermeae* and *Paederieae* (*Rubiaceae*) in relation to taxonomy. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 52 (3-4) : 349-366.

Source : MNHN, Paris

Rodriguez, R. L., 1971. — The relationships of the Umbellales. In : Biology and chemistry of the *Umbelliferae* (ed. V. H. Heywood). *Bot. J. Linn. Soc.* 64, Suppl. 1 : 63-91.

Schumann, K. in Engler und Prantl, 1891. — Die Natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 4 : 1-156.

Sharma, B. D., 1968. — Contribution to the pollen morphology and taxonomy of the genus *Randia* Houst. ex Linn. *J. Palynol.* 4 (2) : 113-128.

Sokal, R. P. et Sneath, P. H. A., 1963. — *Principles of numerical taxonomy*, 359 p., Freeman, San Francisco.

Sokal, R. P. et Sneath, P. H. A., 1963. — Principes de taxonomie numérique (traduction française). Édition provisoire du Laboratoire Central, C.F.P., Bordeaux, 450 p.

Sporne, K. R., 1949. — A new approach to the problem of the primitive flower. *New Phytol.* 48 (2) : 259-276.

Stace, C. A., 1965. — Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. of The British Museum (Natural History) Botany*, 4 : 3-78 + 5 pl.

Stevens, R. A. et Martin, E. S., 1978. — A new ontogenetic classification of stomatal types. *Rot. J. Linn. Soc.* 77 : 53-64.

Straka, H. et Simon ,A., 1969. — Fam. 184 : *Rubiaceae*. Palynologica Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores* 11 (2) : 299-310.

Takhtajan, A., 1969. — Flowering Plants : Origin and Dispersal. (English translation by C. Jeffrey), Oliver and Boyd, Edinburgh.

Takhtajan, A., 1980. — Outline of the classification of flowering plants. *Bot. Rev.* 46 (3) : 225-259.

Tarnavschi, I. T. et al., 1966. — Studiul palinologic al reprezentantilor ordinului Rubiales. *Anal. Univ. Bucuresti, Seria St Naturii-Biologie* 15 (3) : 25-57.

Thanikaimoni, G., 1978. — Pollen morphological terms : Proposed definitions — 1. *IV Int. Palynol. Conf., Lucknow (1976-77)* 1 : 228-239.

Tirvengadum, D. D., 1982. — A study of tribe *Gardenieae* (*Rubiaceae*) of South and South East Asia — Generic delimitation and revision with enumeration of species. Ph. D., June 1982, Aarhus Universitet : 176 p., 19 fig., 6 tabl.

Tognini, P., 1894. — Contribuzione allo studio della organogenia comparata degli stomi. *Atti. Ist. bot. Univ. Pavia* 4 : 1-42 (2e sér., 1897).

Tseng, C. C., 1971. — Light and scanning electron microscopic studies on pollen of *Tetraplasandra* (*Araliaceae*) and its relatives. *Amer. J. Bot.* 58 (6) : 505-516.

Tseng, C. C., 1973. — Systematic palynology of *Tupidanthus* and *Plerandra* (*Araliaceae*). *Grana* 13 : 51-56.

Tseng, C. C., 1980. — Pollen morphology. In : The systematic position of *Aralidium* Miq. A multidisciplinary study. *Taxon* 29 (4) : 407-409.

Tseng, C. C. et Shoup, J. R., 1978. — Pollen morphology of *Schefflera* (*Araliaceae*). *Amer. J. Bot.* 65 (4) 384-394.

Van Campo-Duplan, M., 1946. — Observations sur l'emploi des grains de pollen en phylogénie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 81 : 1-4.

Van Campo-Duplan, M., 1947. — Considérations biométriques sur les grains de pollen des Abiétinées. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 82 (3-4) : 193-200.

Van Campo-Duplan, M., 1949. — Considérations générales sur l'évolution des grains de pollen. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 84 (1-2) : 33-41.

Van Campo, M., 1966. — Pollen et Phylogénie. Les bréviaxes. *Pollen et Spores* 8 (1) : 57-73.

Van Campo, M., 1971. — Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 272 : 2071-2074.

Van Campo, M., 1976. — Pattern of pollen morphological variation within taxa. In : « The evolutionary significance of the exine ». *Linn. Soc. Symp. Series* 1 : 125-137.

Van Campo, M., 1980. — *Abstracts 5th International Palynological Conference Cambridge.*

Van Campo, M. et al., 1979. — Palynotaxonomic studies in *Tabernaemontona* L. *sensu lato* (*Apocynaceae*). *Grana* 18 : 5-14.

Van Campo, M. et Guinet, Ph., 1961. — Les pollens composés. L'exemple des Mimosacées, *Pollen et Spores* 3 (2) : 201-218.

Source : MNHN, Paris

VAN CAMPO, M. et LUGARDON, B., 1973. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes. *Pollen et Spores* 15 (2) : 171-187.

VAN COTTHEM, W., 1970. — A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63 : 235-246.

VERDCOURT, B., 1958. — Remarks on the classification of the *Rubiaceae*. *Bull. Jard. Bot. Brux.* 28 (3) : 209-290.

VERDCOURT, B., 1981. — Notes on African *Rubiaceae*. *Kew Bull.* 36 (3) : 493-557.

VESQUE, J., 1889. — De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. *Bull. Soc. Bot. Fr., Congrès Bot. août*, 36 : 41-89.

VOGEL, E. F. (de), 1979. — Seedlings of Dicotyledons. Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen.

WAGNER, W. H., 1961. — Problems in the classification of ferns. In : Recent advances in botany. Univ. Toronto Press, Toronto : 841-844.

WALKER, J. W. et DOYLE, J. A., 1975. — The bases of Angiosperm phylogeny : Palynology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 664-723.

WODEHOUSE, R. P., 1935. — Pollen grains. Mc Graw Hill book Company New York et London, 574 p., 123 fig. (nouvelle édition en 1965).

WUNDERLICH, R., 1971. — Die systematische stellung von *Theligonum*. *Osterr. Bot. Z.* 119 : 329-394.

Distribué le 28 février 1985.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

P5 260C2

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 1

Massularia acuminata (G. Don) Bull. ex Hoyle — Le Testu 7889 —

Microscopie électronique à balayage

1. massule × 270
2. détail externe × 1 500
3. 2 monades × 4000
4. section de l'exine × 10 000
5. surface du tectum × 10 000
6. apertures face interne × 2 000

Polycoryne fernandensis (Hiern) Keay — Le Testu 8665 —

Microscopie photonique

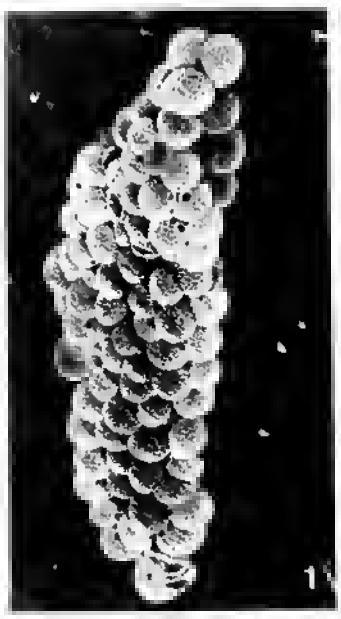
7. tétrade × 1 000

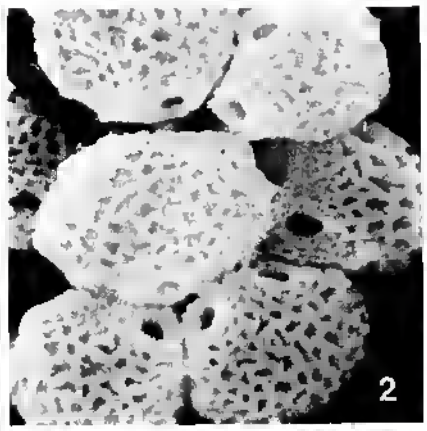
Microscopie électronique à balayage

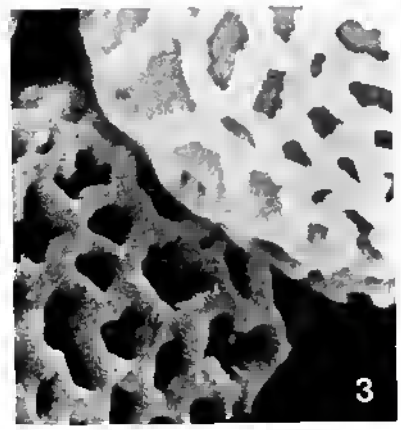
8. ectoapertures × 7 200
9. apertures face interne × 4 000

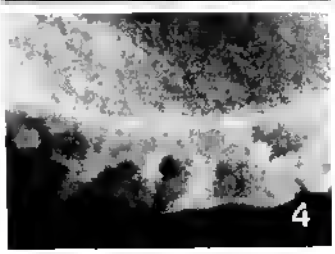
CLICHÉS MEB : 1-6. 9 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.
8 — Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum, Brunoy.

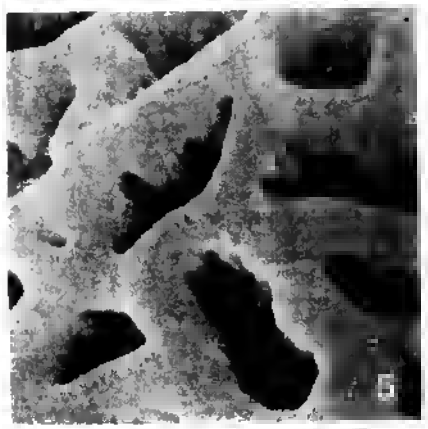
Source : MNHN, Paris

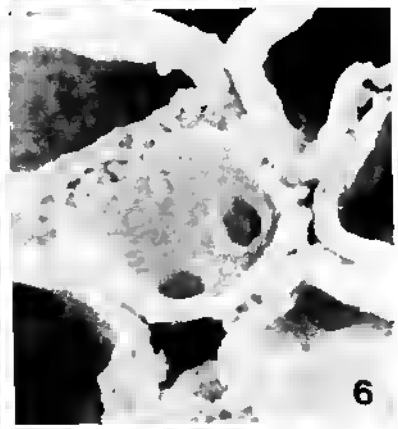


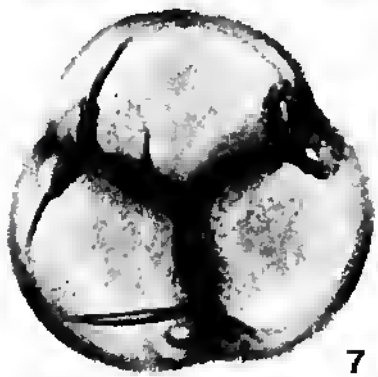


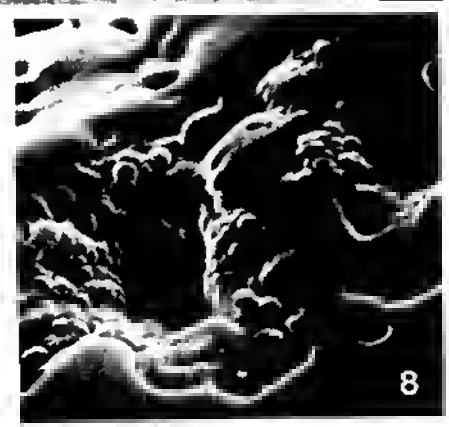












BIBL.CU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 2

Calochone acuminata Keay

Microscopie électronique à balayage

1. tétrade × 1 000 — N. Hallé et Villiers 5056 —
2. ectoapertures × 2 000 — N. Hallé et Villiers 4827 —
3. apertures face interne × 2 000
4. section de l'exine × 4 000

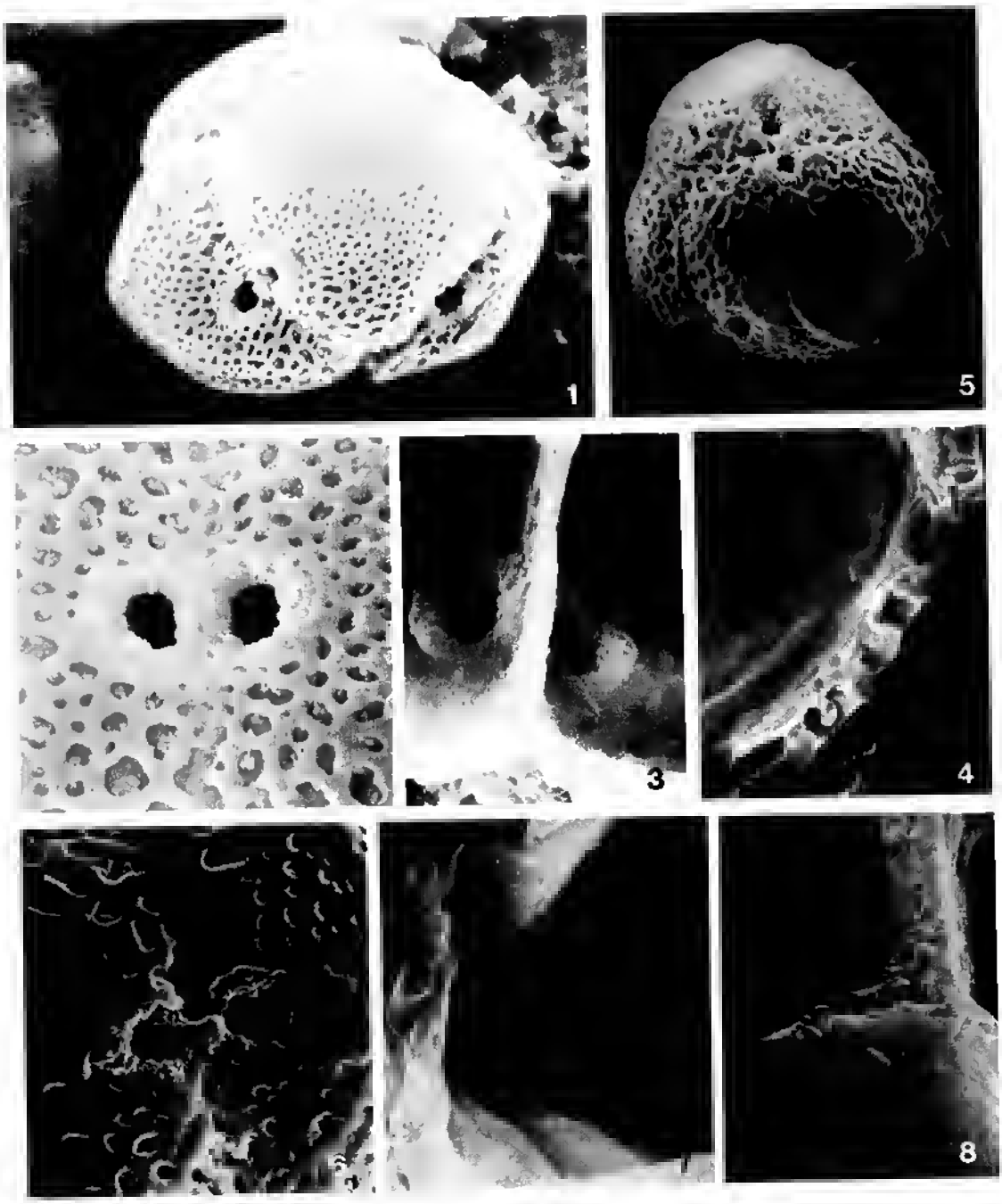
Calochone redingii (De Wild.) Keay — Le Testu 1357 —

Microscopie électronique à balayage

5. tétrade × 1 000
6. ectoapertures × 2 000
7. aperture face interne × 4 000
8. méat central × 4 000

CLICHÉS MEB : 1 — Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris.
2-8 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE 3

Gardenia imperialis K. Schum. — Le Testu 7965 —

Microscopie photonique

1. 2. tétrade × 1 000

Microscopie électronique à balayage

3. ectoapertures × 4 000

Gardenia ternifolia Schum. et Thonn.
subsp. *jovis-tonantis* (Welw.) Verdc. — Bouquet 440 —

Microscopie électronique à balayage

4. tétrade × 1 400
5. apertures face interne × 4 000
6. section de l'exine × 10 000

Gardenia vogelii Hook.f. ex Planch. — Le Testu 1978 —

Microscopie électronique à balayage

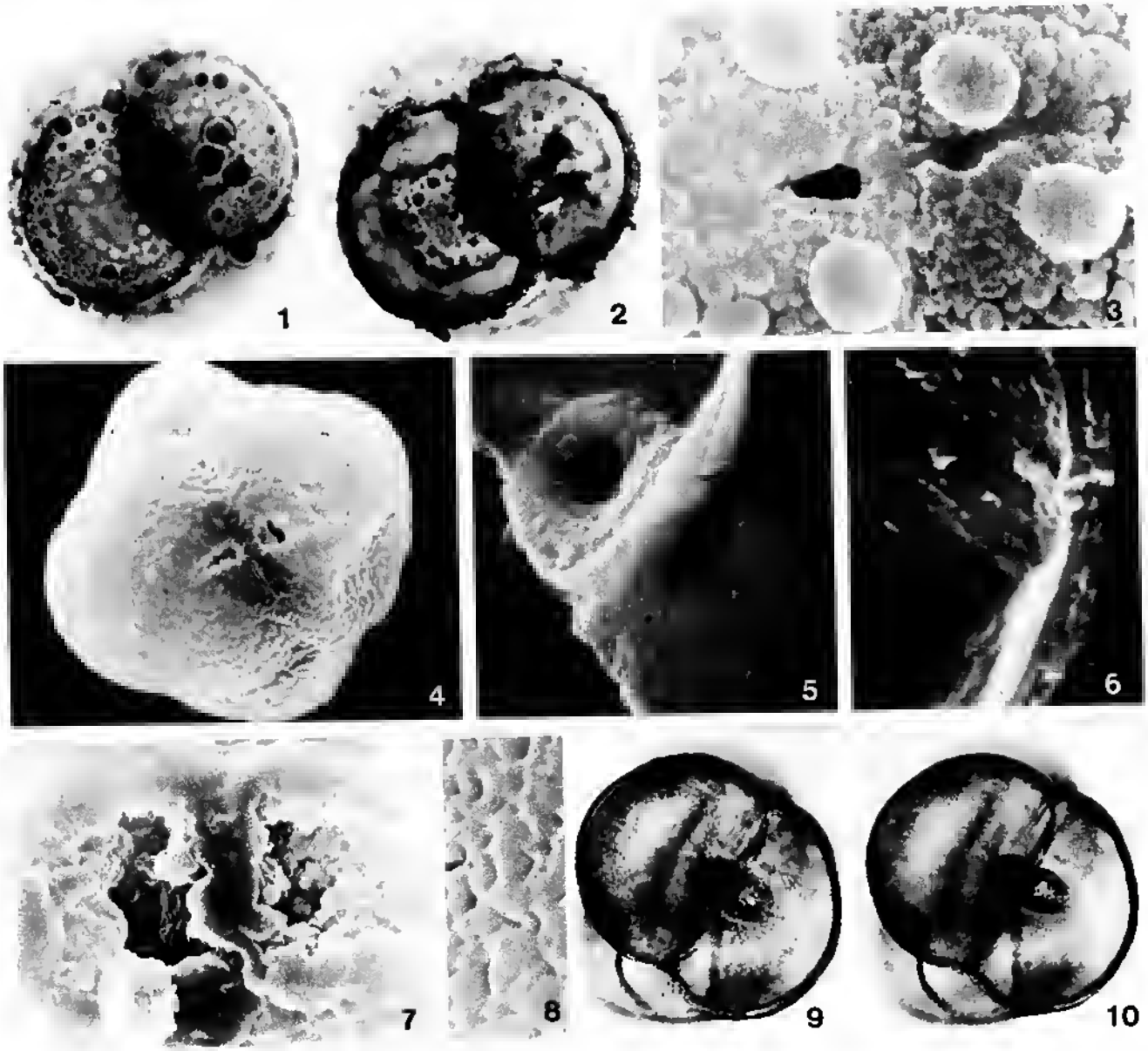
7. ectoapertures × 6 400
8. surface du tectum × 10 000

Microscopie photonique

9. 10. tétrade × 1 000

CLICHÉS MEB : 3, 4, 7, 8 — Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris.
5, 6 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 4

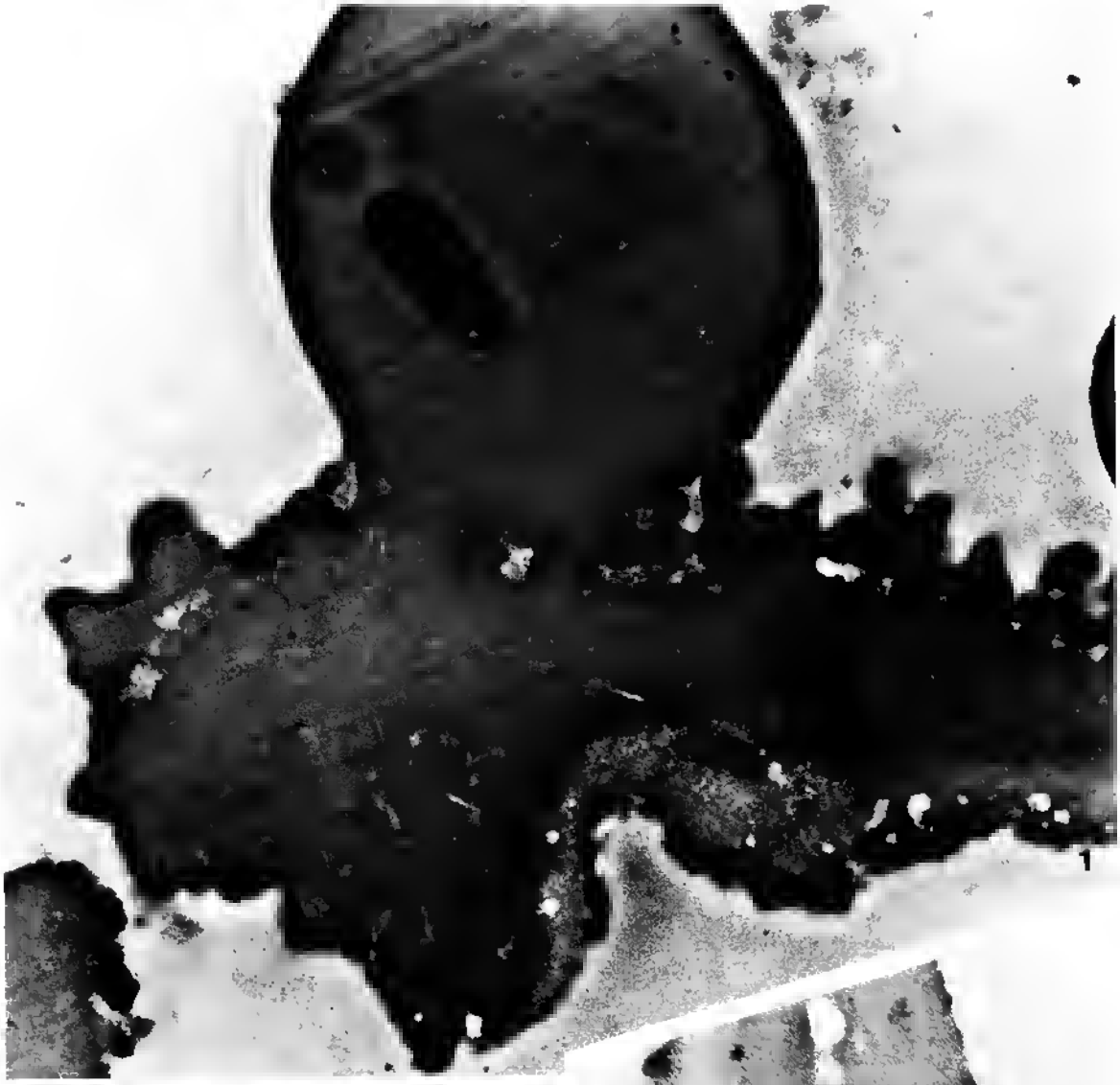
Gardenia imperialis K. Schum. — Le Testu 7965 —

Microscopie électronique par transmission

1. aperture × 30 400
2. section de l'exine × 57 500
3. méat central × 36 800

CLICHÉS MET : 1-3 — Laboratoire de Cryptogamie ultrastructurale, E.P.H.E., Paris.

Source : MNHN, Paris



1

2

3

BIBL. DU MUSEUM PARIS

. MNHN, Paris

PLANCHE 5

Oxyanthus formosus Hook.f. ex Planch.

Microscopie électronique à balayage

1. tétrade × 730 — Bégué 3224 —
2. ectoapertures × 3000 — Klaine 2070 —
3. méat central × 6 000

Oxyanthus gracilis Hiern — de Nere 1733 —

Microscopie électronique à balayage

4. ectoapertures × 3 500
5. apertures face interne × 4 000
6. surface du tectum × 4 000
7. section de l'exine × 6 000

Oxyanthus laxiflorus K. Schum. — Le Testu 7924 —

Microscopie électronique à balayage

8. tétrade × 1 000
9. ectoapertures × 4 000
10. surface du tectum × 10 000
11. section de l'exine × 10 000

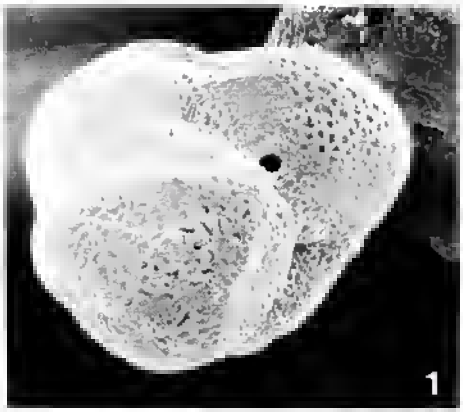
Oxyanthus schumannianus De Wild. et Th. Dur. — Le Testu 1640 —

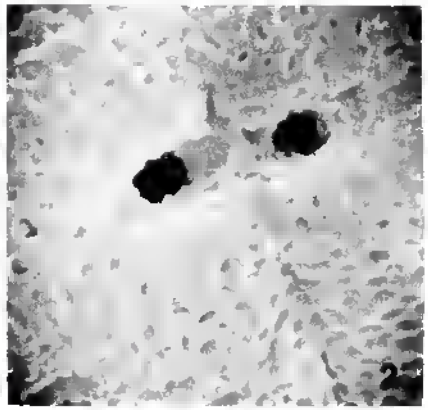
Microscopie électronique à balayage

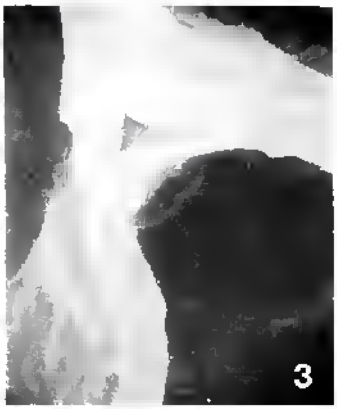
12. ectoapertures × 5 400
13. tétrade × 1 100

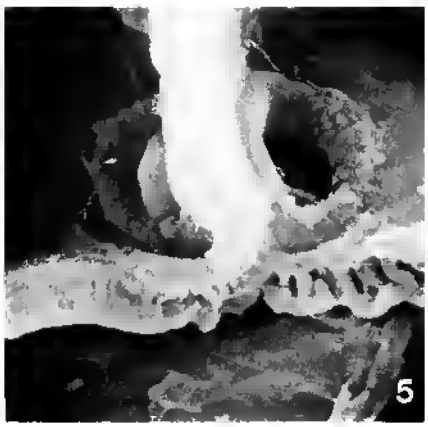
CLICHES MEB : 1, 12-13 — Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris.
2-11 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

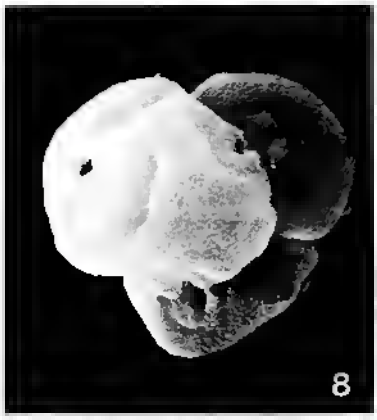
Source : MNHN, Paris

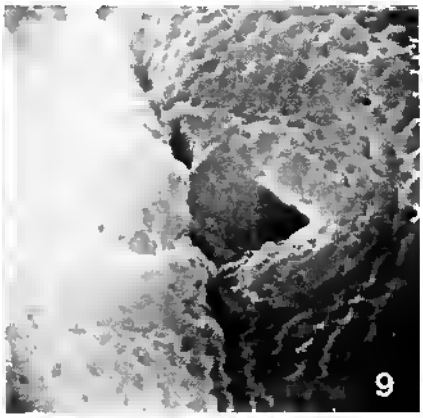


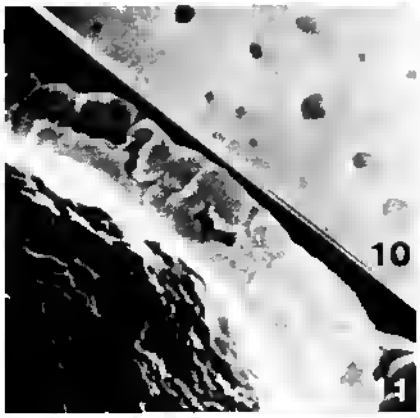


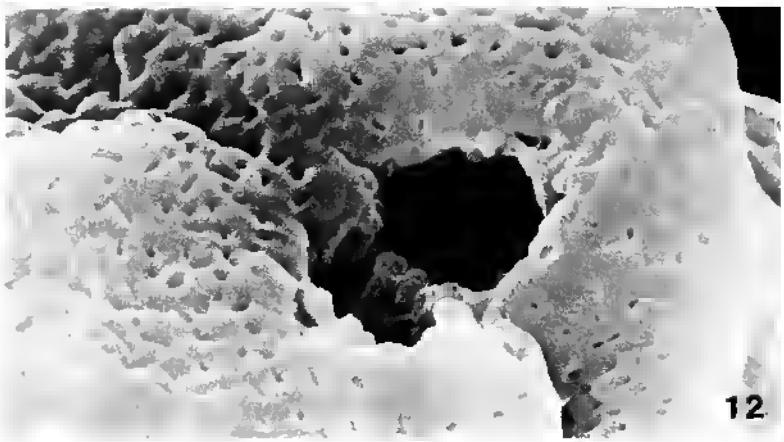


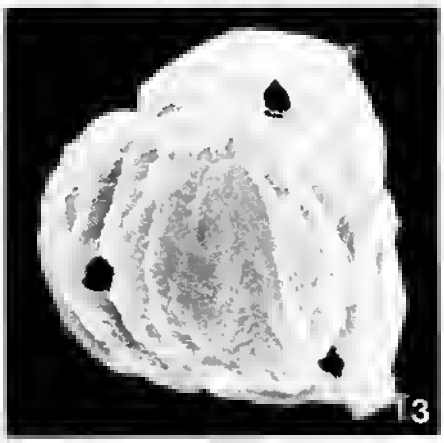












Source : MNHN, Paris

PLANCHE 6

Oxyanthus setosus Keay — A. Chevalier 26968 —

Microscopie électronique à balayage

1. ectoapertures × 3000
2. apertures face interne × 3 000
3. surface du tectum × 10 000
4. section de l'exine × 10 000

Oxyanthus speciosus DC. — Klaine 2400 —

Microscopie électronique à balayage

5. ectoapertures × 4 000
6. apertures face interne × 4 000
7. méat central × 10 000

Oxyanthus subpunctatus (Hiern) Keay — A. Walker s.n. —

Microscopie électronique à balayage

8. ectoapertures × 4 000

Microscopie photonique

9. 10. tétrade × 1 000

Oxyanthus unilocularis Hiern

Microscopie électronique à balayage — N. Hallé 2116 —

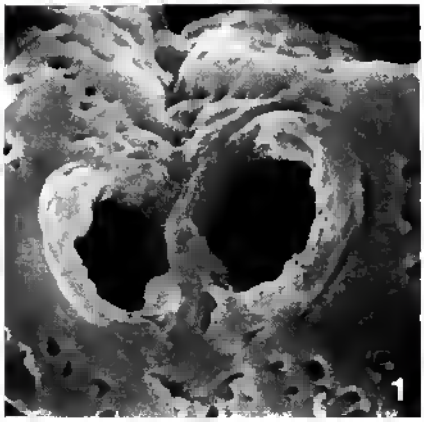
11. ectoapertures × 3 500
13. section de l'exine × 4 000

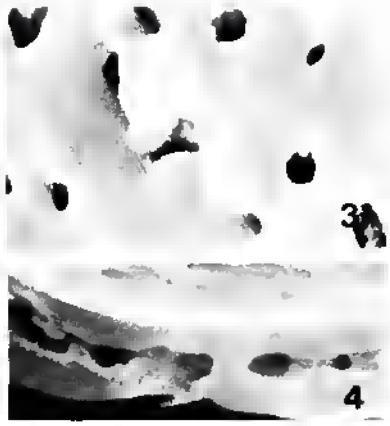
Microscopie photonique — Tisserant 3724 —

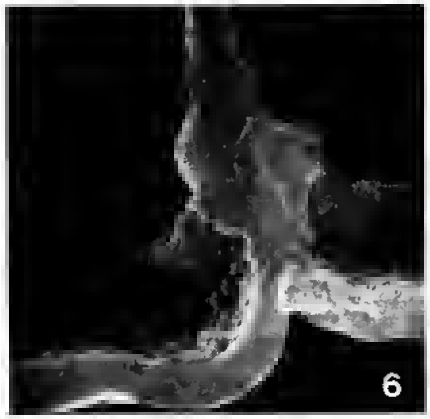
12. tétrade × 1 000

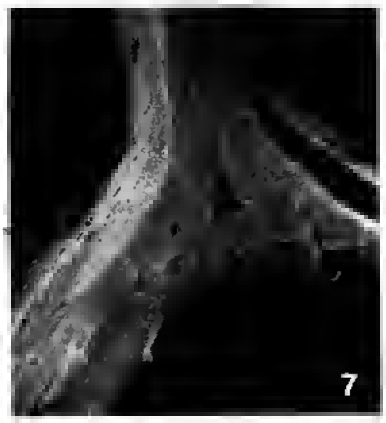
CLICHÉS MEB : 1, 2, 4-8, 11, 13 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.
3 — Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris.

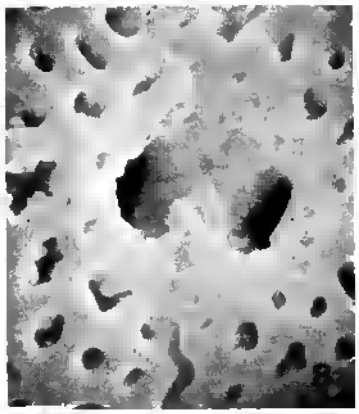
Source : MNHN, Paris

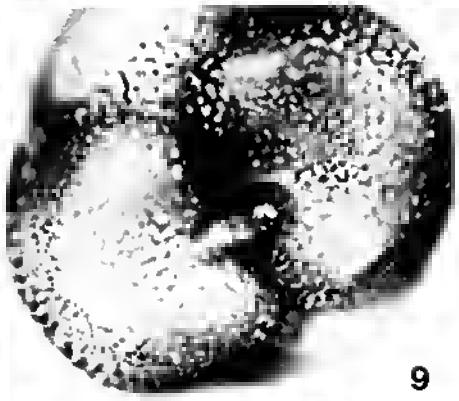


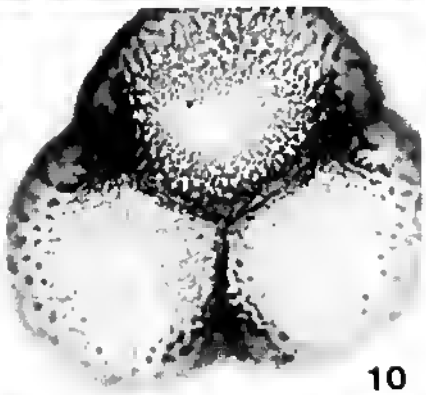


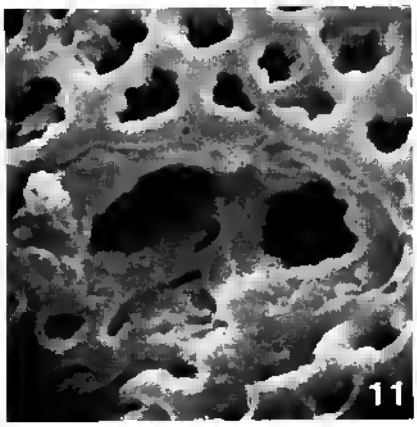












BIBL.DU MUSEUM

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 7

Brenania brieyi (De Wild.) E. Petit

Microscopie électronique à balayage

1. entier × 2 000
2. ectoaperture × 6 000
3. section de l'exine × 10 000
4. aperture face interne × 10 000
5. surface du tectum × 10 000

1-2 : Le Testu 8370 — 3-4-5 : Le Testu 6056

Didymosalpinx lanciloba (S. Moore) Keay

Microscopie photonique

6. vue méridienne × 1 000
7. coupe optique méridienne × 1 000 (endoaperture visible)

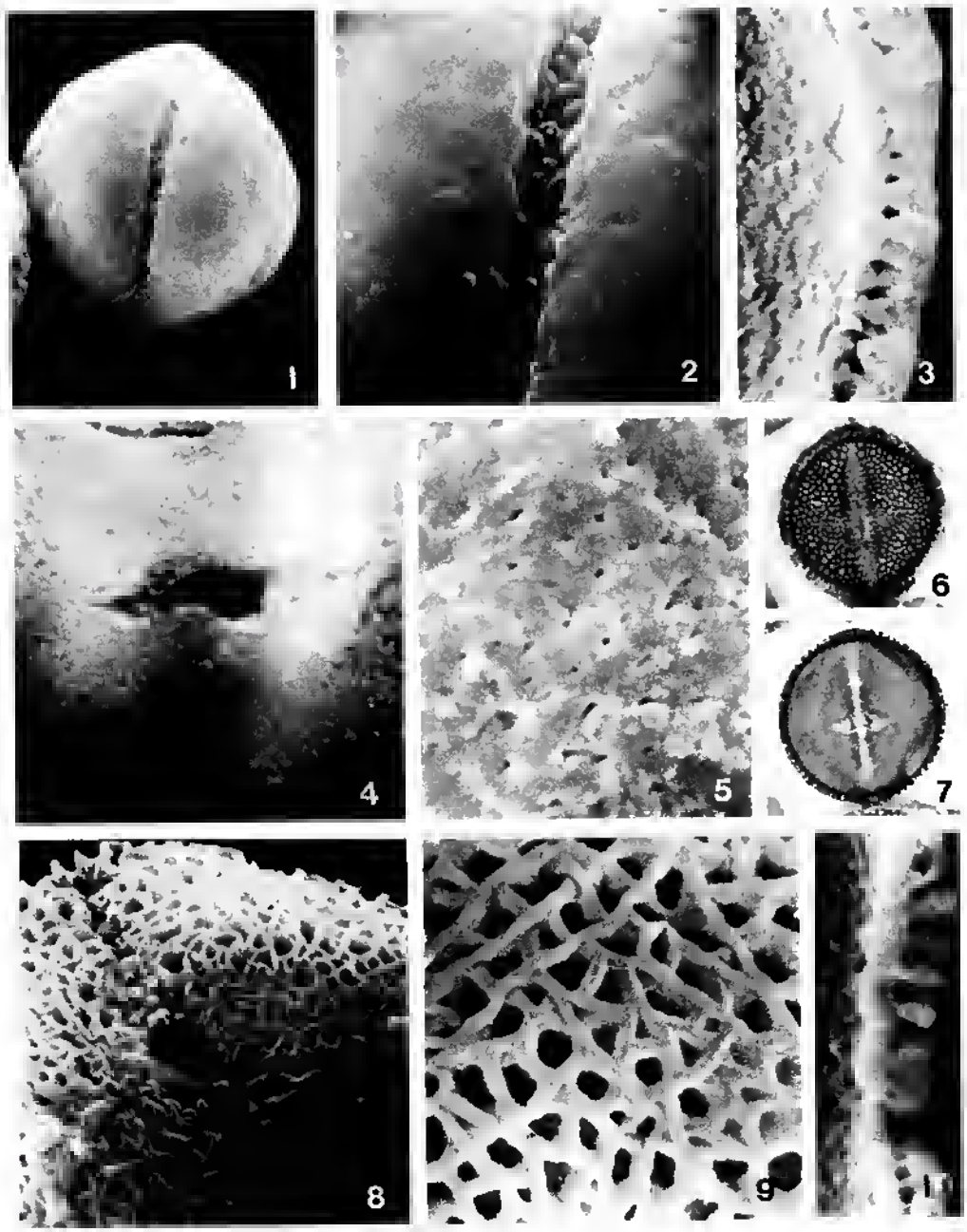
Microscopie électronique à balayage

8. ectoaperture × 4 000
9. surface du tectum (zone polaire) × 10 000
10. section de l'exine × 10 000

6-10 : Le Testu 8677

CLICHÉS MEB : 1-10 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 8

Porterandia annulata (K. Schum.) Keay — Le Testu 9339 —

Microscopie électronique à balayage

1. entier, ectoaperture × 4 000
2. aperture face interne × 4 000
3. surface du tectum (zone polaire) × 10 000

Porterandia nalaensis (De Wild.) Keay — Jean Louis 12934 —

Microscopie électronique à balayage

4. ectoaperture × 4 000
5. aperture face interne × 4 000
6. section de l'exine × 10 000

Porterandia cladantha (K. Schum.) Keay

Microscopie photonique

7. vues méridienne et équatoriale × 1 000 — Bouquet 1686 —

Microscopie électronique à balayage

8. entier × 4 000 — Hladik 1921 —

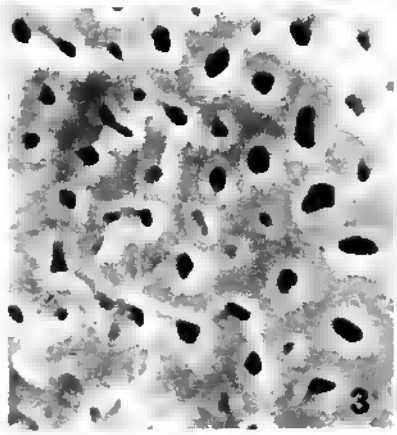
Porterandia castaneofulva (S. Moore) Keay — Le Testu 1632 —

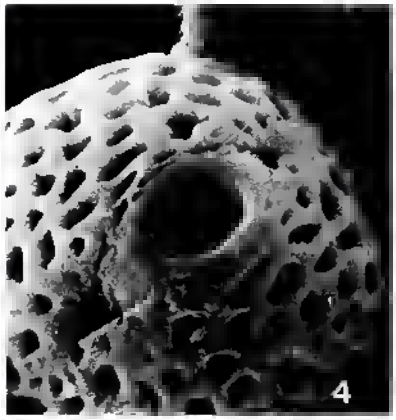
Microscopie électronique à balayage

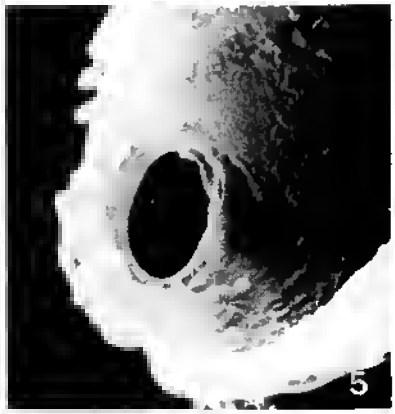
9. ectoaperture × 5 500
10. aperture face interne × 5 500
11. section de l'exine × 11 000
12. surface du tectum × 11 500

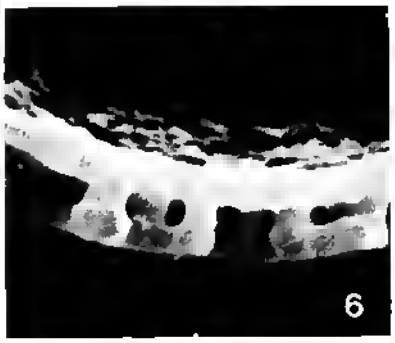
CLICHES MEB : 1-8 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.
9-12 — Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum, Brunoy.

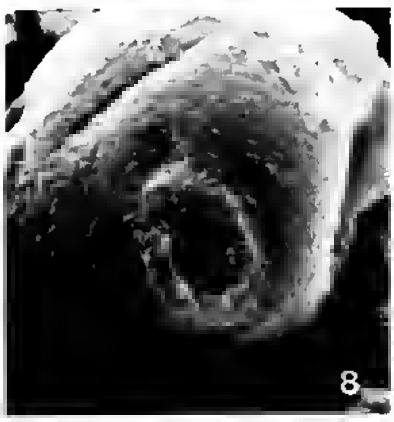
Source : MNHN, Paris

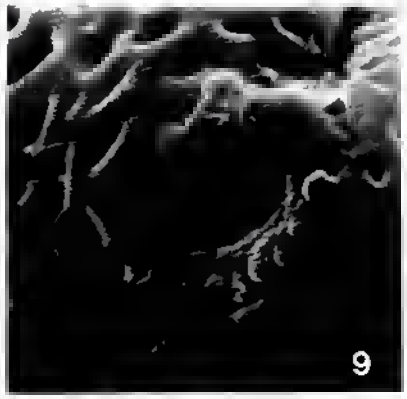


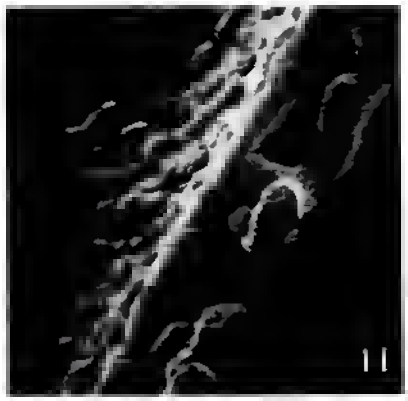


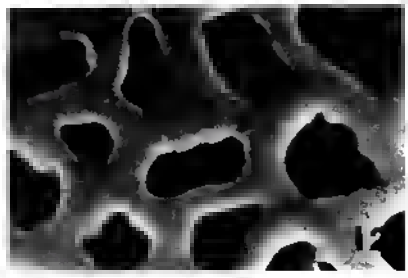












Source : MNHN, Paris

PLANCHE 9

Pseudogardenia kalbreyeri (Hiern) Keay — Le Testu 5856 —

Microscopie photonique

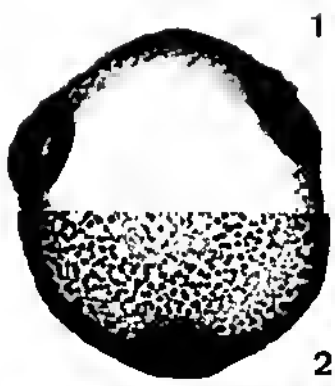
1, 2. vue équatoriale × 1 000
5. vue méridienne × 1 000

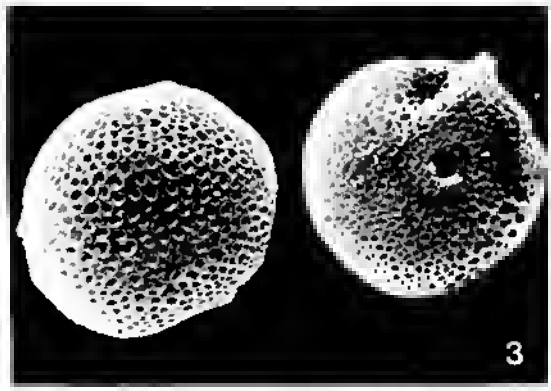
Microscopie électronique à balayage

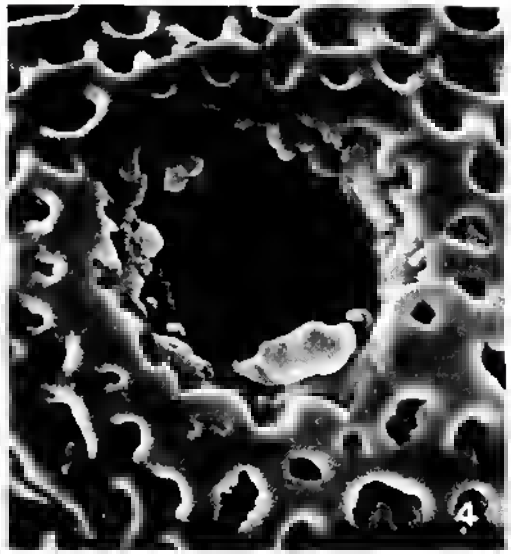
3. vues équatoriale et méridienne × 1 000
4. ectoaperture × 6 600
6. section de l'exine × 7 000
7. aperture face interne × 6 600
8. surface du tectum × 6 600
9. face interne de l'exine × 1 300

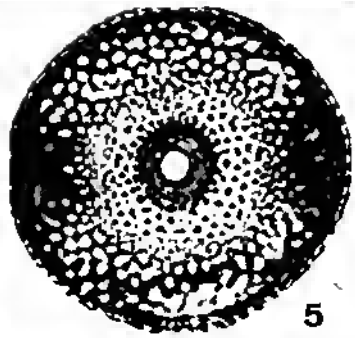
CLICHÉS MEB : 3-4, 6-9 — Laboratoire de Géologie, Muséum, Paris.

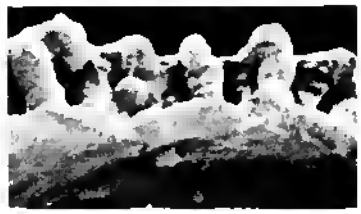
Source : MNHN, Paris

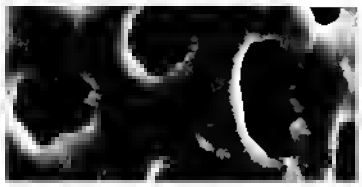


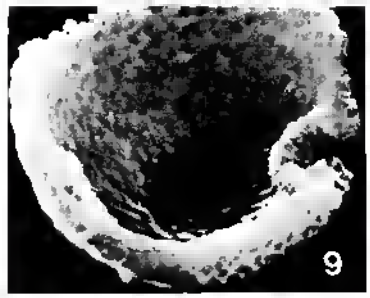












Source : MNHN, Paris

PLANCHE 10

Rothmannia libisa N. Hallé — Letouzey 12077 —

Microscopie électronique à balayage

1. ectoaperture × 4 000
2. aperture face interne × 4 000
3. surface du tectum × 10 000
4. section de l'exine × 10 000

Rothmannia lateriflora (K. Schum.) Keay — N. Hallé 1162 —

Microscopie électronique à balayage

5. ectoaperture × 4 000
6. aperture face interne × 4 000
7. surface du tectum × 10 000
8. section de l'exine × 10 000

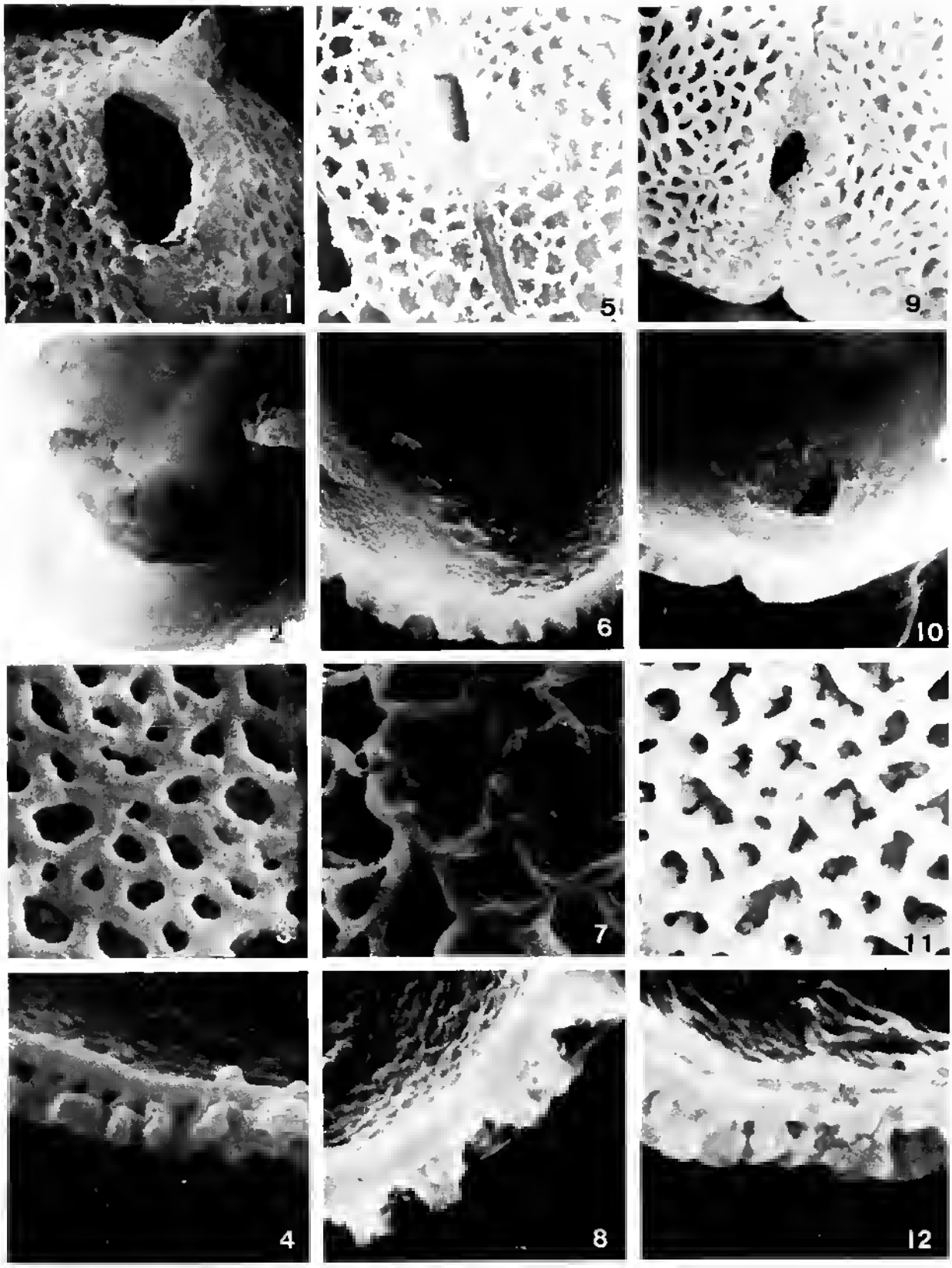
Rothmannia jollyana N. Hallé — Lecomte C 50 —

Microscopie électronique à balayage

9. ectoaperture × 4 000
10. aperture face interne × 4 000
11. surface du tectum × 10 000
12. section de l'exine × 10 000

CLICHÉS MEB : 1-12 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11

Rothmannia lujae (De Wild.) Keay — Le Testu 7691 —

Microscopie électronique à balayage

1. ectoaperture × 4 000
2. aperture face interne × 4 000
3. surface du tectum × 10 000
4. section de l'exine × 10 000

Rothmannia longiflora Salisb. — Le Testu 8509 —

Microscopie électronique à balayage

5. ectoaperture × 4 000
6. aperture face interne × 4 000
7. surface du tectum × 10 000
8. section de l'exine × 10 000

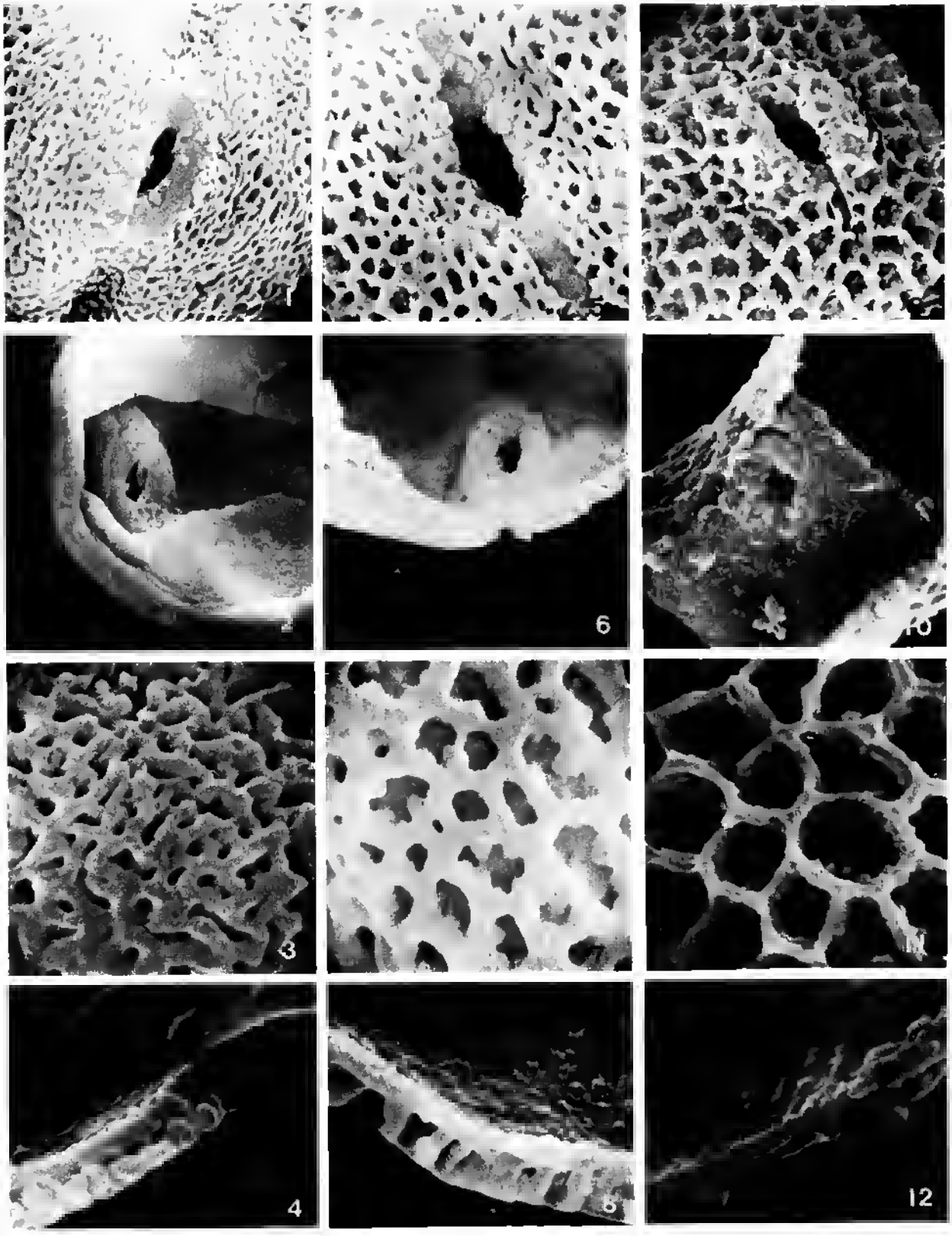
Rothmannia liebrechtsiana (De Wild. et Dur.) Keay — Le Testu 1430 —

Microscopie électronique à balayage

9. ectoaperture × 4 000
10. aperture face interne × 4 000
11. surface du tectum × 10 000
12. section de l'exine × 10 000

CLICHÈS MEB : 1-12 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



B.I.R.L. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 12

Rothmannia megalostigma (Wernh.) Keay — Le Testu 8147 —

Microscopie électronique à balayage

1. ectoaperture × 3 450
2. aperture face interne × 4 000
3. surface du tectum × 11 000
4. section de l'exine × 10 000

Rothmannia mayumbensis (Good) Keay — Klaine 2267 —

Microscopie électronique à balayage

5. ectoaperture × 4 000
6. aperture face interne × 6 720
7. surface du tectum × 10 000
8. section de l'exine × 10 000

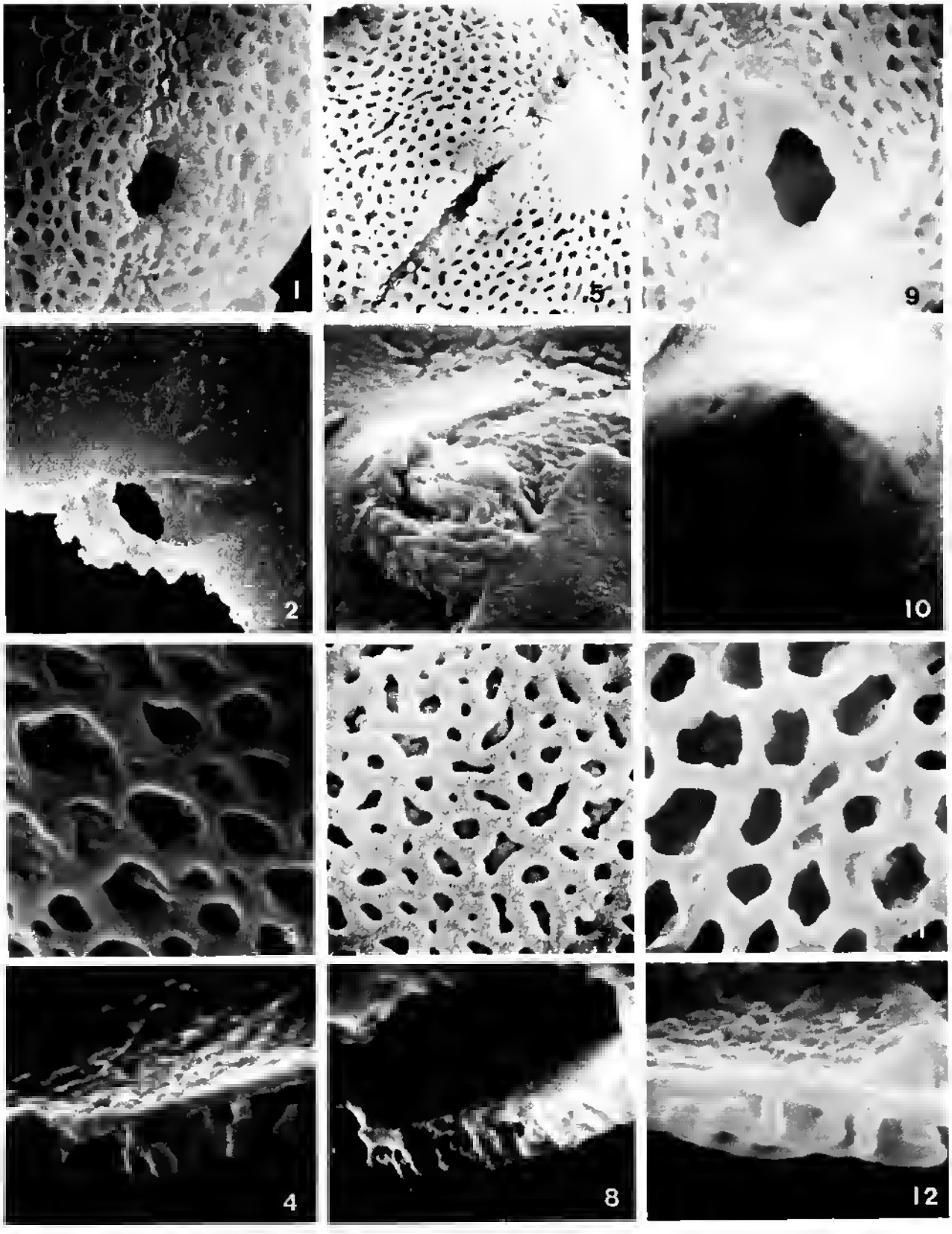
Rothmannia macrocarpa (Hiern) Keay — Le Testu 8061 —

Microscopie électronique à balayage

9. ectoaperture × 4 000
10. aperture face interne × 4 000
11. surface du tectum (interapertural) × 10 000
12. section de l'exine × 10 000

CLICHÉS MEB : 1, 3, 6 — Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum, Brunoy.
2, 4, 5, 7-12 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 13

Rothmannia whitfieldii (Lindl.) Dandy — Le Testu 7886 —

Microscopie électronique à balayage

1. ectoaperture × 4 000
2. aperture face interne × 4 000
3. surface du tectum × 10 000
4. section de l'exine × 10 000

Rothmannia talbotii (Wernh.) Keay — Le Testu 8653 —

Microscopie électronique à balayage

5. ectoaperture × 4 000
6. aperture face interne × 4 000
7. surface du tectum × 10 000
8. section de l'exine × 10 000

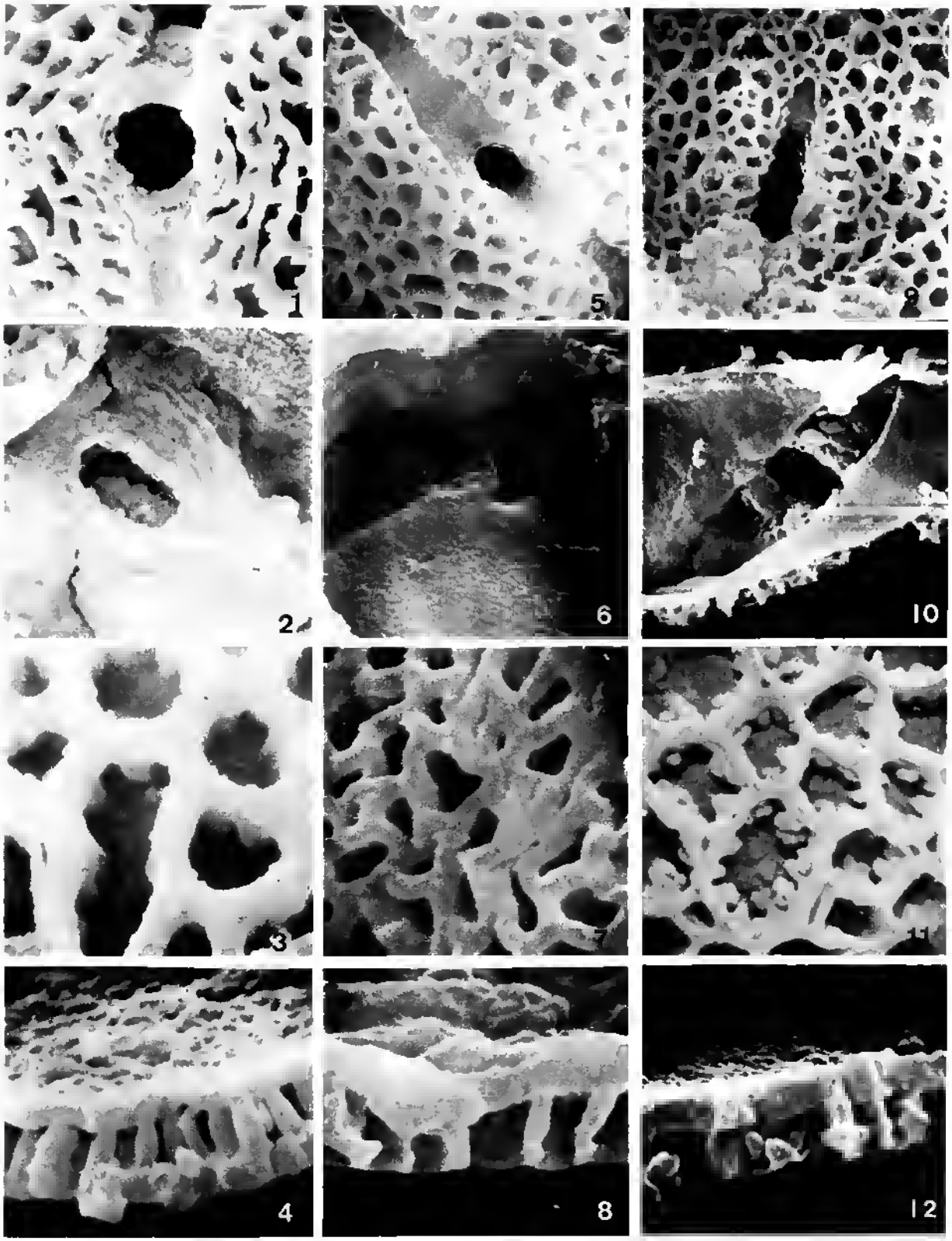
Rothmannia octomera (Hook.) Fagerl. — Le Testu 7547 —

Microscopie électronique à balayage

9. ectoaperture × 4 000
10. aperture face interne × 4 000
11. surface du tectum × 10 000
12. section de l'exine × 10 000

CLICHÉS MEB 1-12 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

PLANCHE 14

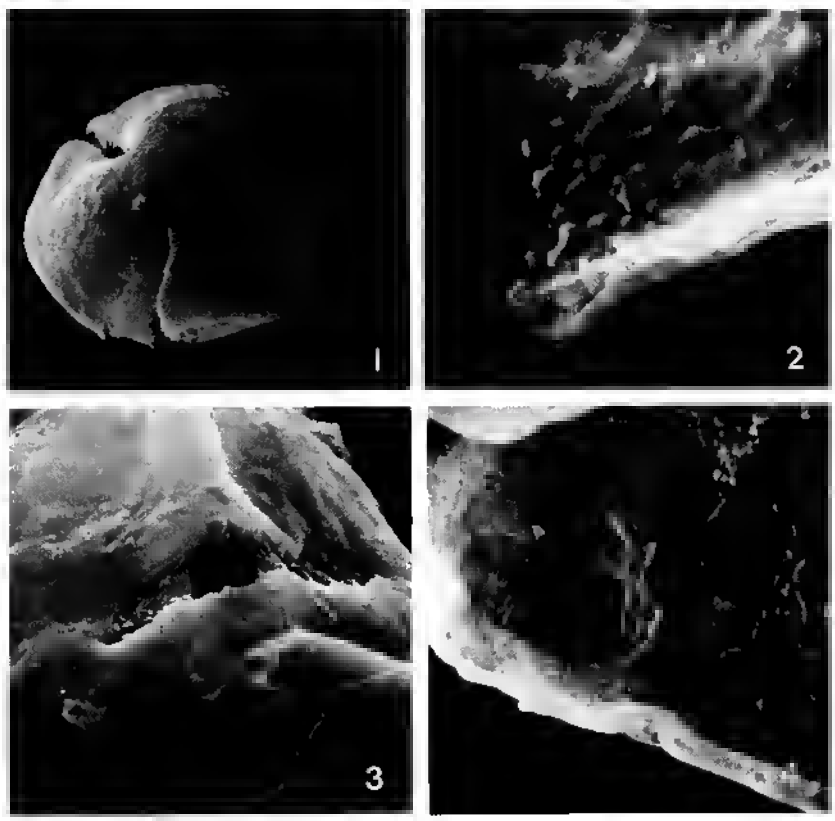
Schumanniophyton magnificum (K. Schum.) Harms
var. *magnificum* Harms — N. Hallé 3017 —

Microscopie électronique à balayage

1. entier × 2 000
2. section du sporoderme × 10 000
3. ectoaperture × 4 000
4. aperture face interne × 6 000

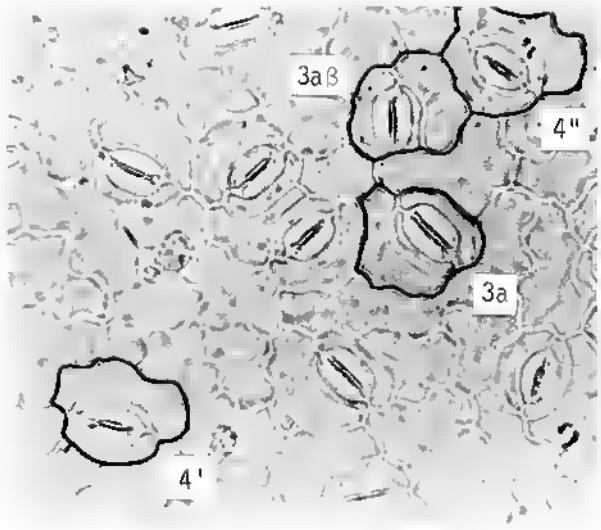
CLICHÉS MEB : 1-4 — Laboratoire de Paléontologie, Muséum, Paris.

Source : MNHN, Paris



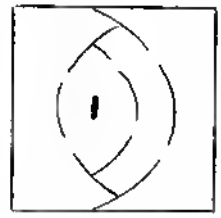
Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



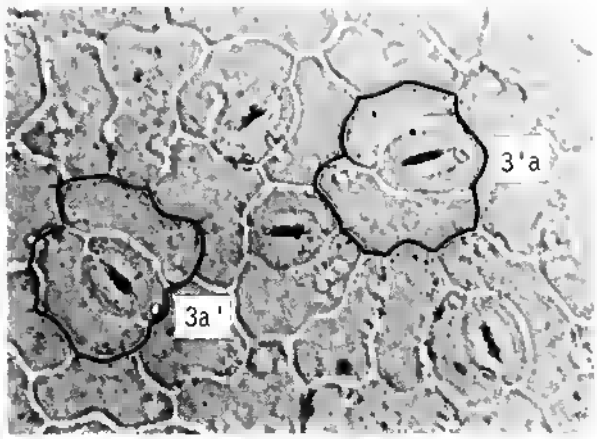
OXYANTHUS formosus

4"

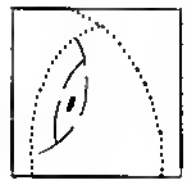

4'

3a

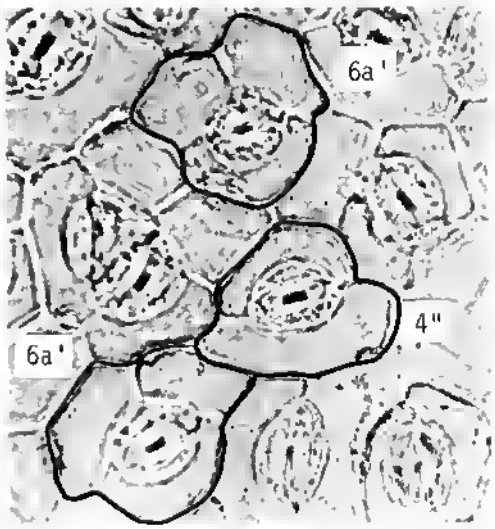
3aβ



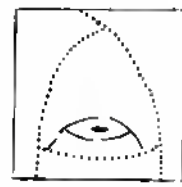
OXYANTHUS speciosus


3a'

3'a



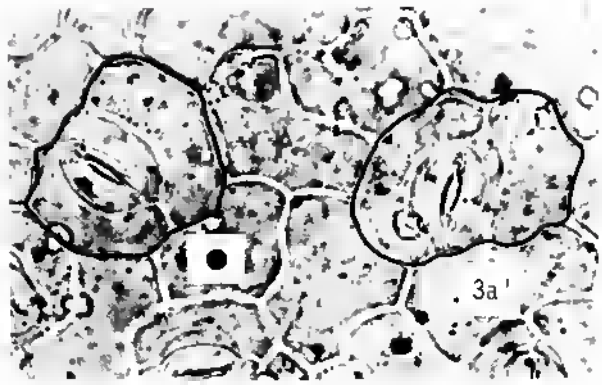
POLYCORYNE fernandensis


6a'

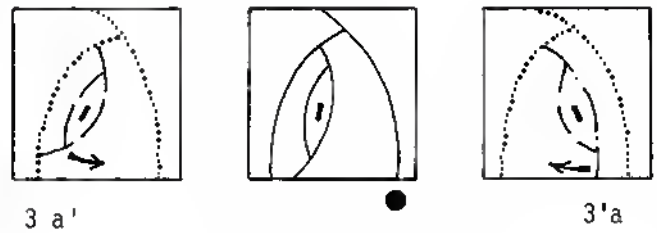
4"

Source : MNHN, Paris

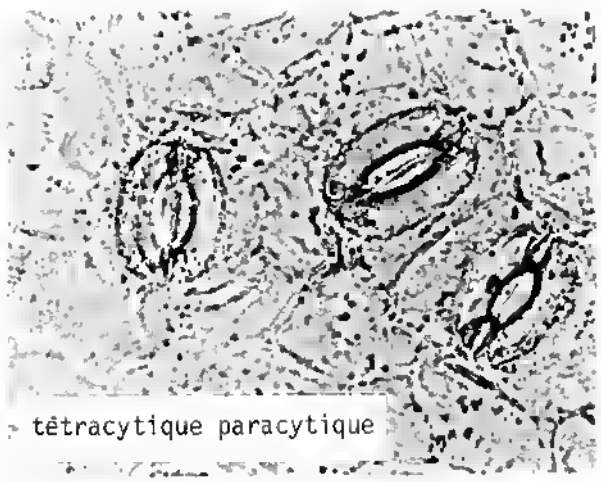
Source : MNHN, Paris



OXYANTHUS laxiflorus



forme de passage



BRENANIA brieyi

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série B, Botanique

A paraître :

T. 30 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines, par Lucile Allo

Source : MNHN, Paris

6 MARS 1985

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Adansonia. Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue de Buffon, 75005 Paris.

Alexanor. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.

Alytes. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 25, rue Cuvier, 75005 Paris.

Annales de Paléontologie (Vertébrés et Invertébrés). Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annales de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Annuaire des Arachnologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Annuaire des Myriapodologistes mondiaux. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Bulletin d'Écologie. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Bulletin de la Société Entomologique de France. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Cahiers des Naturalistes. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cahiers de Paléontologie. Laboratoire de Paléontologie.

Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie). Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.

Cybium. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Entomologiste (L'). Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Faune de Madagascar. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-Nam. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Cameroun. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore du Gabon. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de Madagascar et des Comores. Laboratoire de Phanérogamie.

Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances. Laboratoire de Phanérogamie.

Index Seminum. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.

Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.

Mammalia. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.

Objets et Mondes. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris.

Revue d'Écologie et Biologie du Sol. Laboratoire d'Écologie générale.

Revue française d'Entomologie. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.

Revue internationale Acarologia. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).

Revue de Nématologie. Laboratoire de Zoologie (Vers).

Source : MNHN, Paris